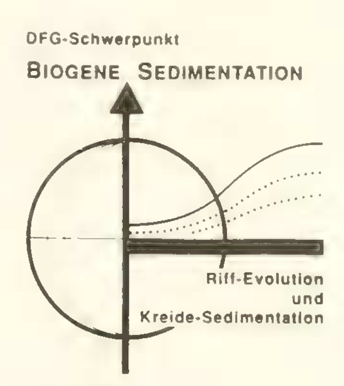
Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	35	137-168	München, 15. 12. 1995



Das Verteilungsmuster des Dinoflagellaten-Planktons im Alb/Cenoman-Grenzbereich des Vocontischen Trogs am Beispiel des Profils La Vierre/Südfrankreich

Von RAIMOND BELOW* & KARL-HEINZ KIRSCH**

Mit 35 Abbildungen

Kurzfassung

Die Daten einer quantitativen Analyse der Dinoflagellatenzysten-Assoziationen im Alb/Cenoman Grenzbereich des Profils La Vierre (Südfrankreich), die FECHNER (1989) publizierte, werden mit der von BELOW & KIRSCH (1994) vorgestellten Methode neu berechnet. Dabei zeigen sich im Gegensatz zu den Ergebnissen traditioneller Bearbeitungsweise sehr oft markante Häufigkeitsverteilungsmuster vieler Dinoflagellaten-Zysten-Gruppen.

Abstract

FECHNER (1989) published data of a quantitative analysis of dinoflagellate-cyst assemblages from the Upper Albian to Lower Cenomanian of the La Vierre section (Southern France). These data are used for new calculations according to the method of BELOW & KIRSCH (1994). A lot of significant distribution patterns of relative abundances of dinoflagellate-cyst taxa can be observed with this new method in contrary to the results using the traditional calculation only.

*) Privatdozent DR. R. BELOW, Büchelstraße 1, 53227 Bonn-Oberkassel, Deutschland;
**) DR. K.-H. KIRSCH, z. Z. Institut für Paläontologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Nussallee 8, 53115 Bonn, Deutschland.

Einleitung

Bei den paläoökologischen quantitativen Analysen prätertiärer Dinoflagellaten-Zysten wird aus Zeitnot oder Bequemlichkeit meist nur auf Gattungs-Niveau ausgezählt und die relative Häufigkeit von Gattungen innerhalb der Gesamt-Dinoflagellaten-Zysten-Assoziation ermittelt. Diese alleinige Nutzung der Gattung bedingt bereits starke Einschränkungen von Aussagemöglichkeiten. Zusätzlich kann auch das heutzutage gleichermaßen übliche, sehr starke Splitting auf Gattungs-Niveau eventuell in den Fossilvergesellschaftungen tatsächlich dokumentierte Verteilungen natürlicher, biologisch definierbarer Gruppen verschleiern. Diese inflationäre Aufspaltung in mittlerweile zu 35% monotypische Gattungen berücksichtigt morphologische Unterschiede von in der Regel lediglich phaenotypischen Merkmalen, die nicht in jedem Fall die tatsächlichen biologischen Verwandtschaftsbeziehungen, respektive Unterschiede, widerspiegeln und künstliche Formgattungen in Fülle bedingen. Deshalb wird bei quantitativen Analysen sehr oft getrennt gezählt, was taxonomisch zusammengehört und eine sinnvolle ökologische Aussage erlauben könnte. Es besteht dann die Gefahr ökologisch sensitive natürliche Taxa nicht zu erkennen und führt unseres Erachtens zu mehr und mehr aussagelosen Häufigkeitsverteilungsmustern in den Profilen. Dies finden wir bei unseren Arbeiten über Dinoflagellaten-Zysten-Assoziationen aus der Unter-Kreide immer wieder bestätigt und darauf haben wir bereits ausführlich hingewiesen (Below & Kirsch 1994, Kirsch & Below 1994, 1995). Below & Kirsch (1994) entwickelten deshalb eine alternative Methode, um paläoökologische Interpretationen mit Hilfe von fossilen Dinoflagellaten-Zysten aussagekräftiger, zuverlässiger und sicherer zu machen. Dabei werden die relativen Häufigkeiten natürlicher Taxa (hier: Zählgruppen) unterschiedlichster hierarchischer Rangstufe in einem evolutionsbiologisch begründeten Klassifikationsschema an verwandten, aber höherrangigen Taxa (Zählgruppen) bis hin zur Gesamtassoziation ermittelt. Die Details der Methodik sind bei Below & Kirsch (1994) beschrieben.

Es liegt nahe, auf dieser Methode die geologisch überlieferten Verteilungsmuster von Dinoflagellaten-Zysten zunächst in möglichst umfangreichen Probenserien zu ermitteln und mit Paläodaten zu vergleichen, die mit anderen geologisch/paläontologischen Methoden erarbeitet wurden, um so zunächst empirisch eine umfangreiche Vergleichsdatenbasis zu schaffen. Das bezieht die Nutzung publizierter Daten mit ein. Bei einer Sichtung der Literatur mit quantitativen Dinoflagellaten-Zysten-Analysen stellte sich jedoch heraus, daß das Gros der Daten nicht benutzt werden kann, weil Angaben über die exakte Zahl der insgesamt pro Probe ausgezählten Dinoflagellaten-Zysten-Individuen fehlen. Kirsch & Below (1995) diskutieren an Beispielen ausführlich die unabdingbare Notwendigkeit jede %-Berechnung von Taxa mit der Berechnung des Konfidenzintervalls zu koppeln (siehe S. 141). Nur so können %-Häufigkeiten, wie wir sie nach unserer Methode berechnen, miteinander verglichen und interpretiert werden. Zur Berechnung des Konfidenzintervalls wird aber immer die genaue Zahl der insgesamt ausgelesenen Individuen einer Probe benötigt und diese Angabe fehlt bei den meisten Publikationen. Eine der wenigen Ausnahmen stellt die Arbeit von Fechner (1989) über Dinoflagellaten-Zysten aus dem Alb/Cenoman-Grenzbereich von La Vierre dar. Fechner zählte sehr viele Dinoflagellaten-Zysten-Individuen pro Probe aus, was ein sehr enges Konfidenzintervall mit entsprechend hoher Aussagegenauigkeit bedingt. Fechner gibt aber auch die genaue Anzahl ausgezählter Individuen an und aus seinen %-Häufigkeitsangaben der Taxa lassen sich deshalb die Individuenzahlen eines jeden Taxons pro Probe berechnen, die für unsere Methode benötigt werden.

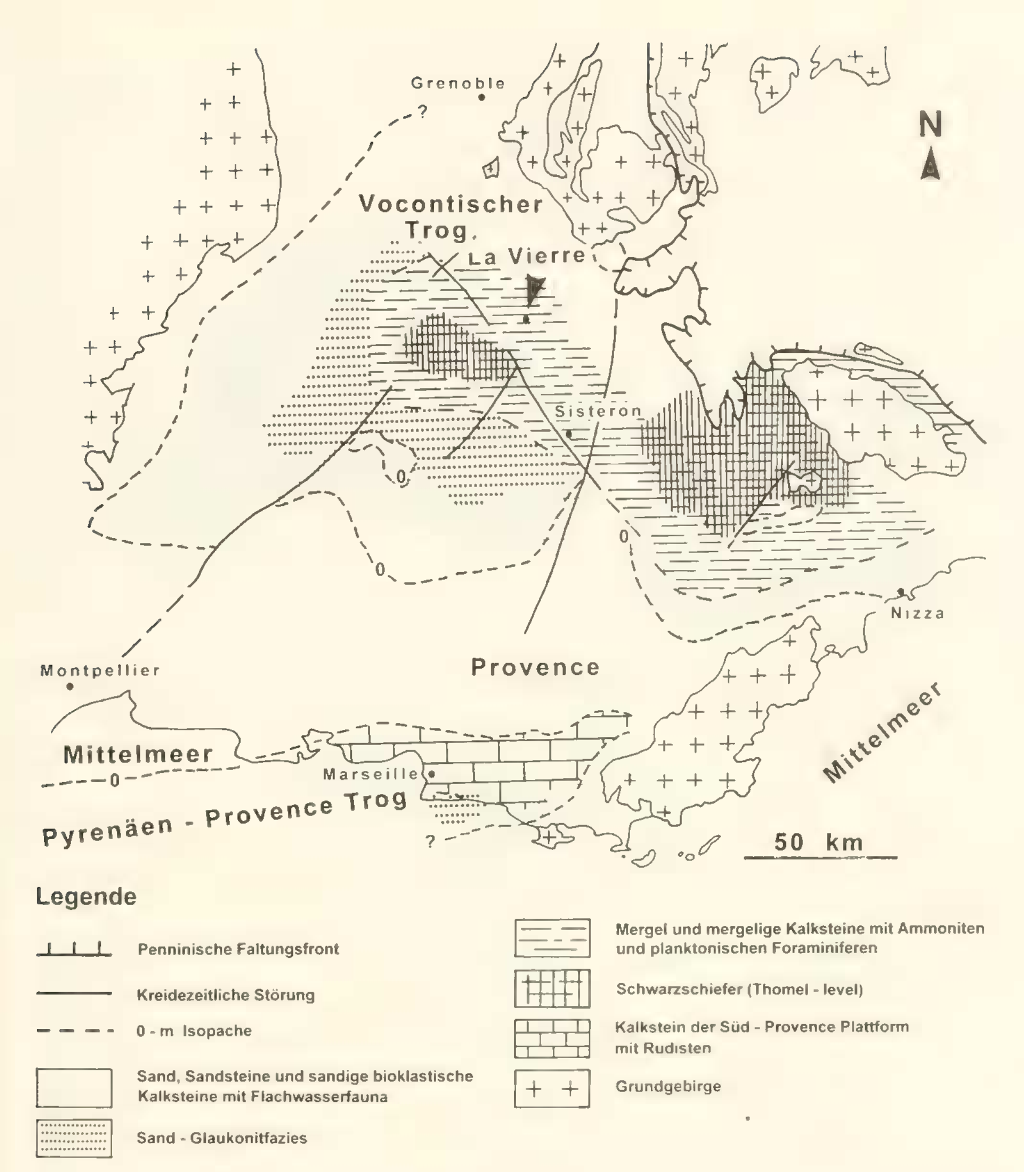


Abb. 1: Paläogeographische Lage des Profils La Vierre (Pfeil) (umgezeichnet und vereinfacht nach PHILIP et al. (1984)).

Geologische Übersicht

Die Sedimente des Profils La Vierre wurden im Zentrum des Vocontischen Troges abgelagert (Abb. 1). Dieses E-W streichende Randbecken der Tethys war im NW, W und S von Hochgebieten umgeben. Dabei trennte das Hochgebiet der Provence-Plattform im Süden des Vocontischen Trogs diesen vom weiter südlich gelegenen Pyrenäen-Provence-Trog. Nur im Osten hatte das Subsidenz-Becken Verbindung mit dem offenen Ozean. Die Grundzüge der

Faziesausbildung während des Cenoman im heutigen SE-Frankreich sind in Abb. 1 dargestellt. Weitere Literatur findet sich in den zusammenfassenden Arbeiten von Debrand-Passard, Courbouleix & Lienhardt (1984) und Porthauld (1978).

Ein Sand/Sandstein/Bioklastika Faziesgürtel säumt die Ränder des Vocontischen Troges gegen die Hochgebiete. Daran schließt sich ein Glaukonit/Sandstein-Faziesgürtel an. Im Zentralteil schließlich herrscht eine Mergel/mergelige Kalkstein-Fazies vor, die unter Bedingungen des äußeren Neritikums bis hin zu ozeanischen Bedingungen sedimentiert wurde. Im Subsidenzzentrum schließlich sind Schwarzschiefer verbreitet.

Das Profil La Vierre (Abb. 2) wurde von van Erve (VEBA OEL AG, Gelsenkirchen) in einem frischen Straßenanschnitt unweit des Dorfes La Vierre im Department Drome, ca. 40 km westlich von Gap aufgenommen und beprobt. Fechner (1989) publiziert eine detaillierte Beschreibung des Profils und die Ergebnisse seiner Palynofaziesuntersuchung von insgesamt 39 Proben.

Die ca. 17 m umfassende Schichtenfolge besteht aus dunkelblaugrauen bis schwarzen Mergeln. In diese monotone Abfolge sind vier härtere Bänke eingeschaltet. Fechner (1989) findet in diesen Bänken einen gegenüber den Mergeln nur leicht erhöhten Karbonatgehalt und führt deshalb die höhere Härte der Bänke auf stärkere Zementation zurück und nicht etwa auf Wechsel der paläoozeanischen Bedingungen. Die Palynofazies einiger Proben und Probenintervalle weist nach Fechner (1989, S.61 ff.) jedoch auf Schüttungen, also Umlagerungen von Sediment aus einem landnäheren, höher gelegenen und flacheren Sedimentationsraum hin, so daß in den Sedimentationsmodus der pelagischen Normalsedimentation immer wieder turbiditische mud-flow Resedimente eingeschaltet sein sollen.

Die Alb/Cenoman-Grenzziehung im Profil La Vierre führte Fechner mit planktonischen Foraminiferen durch.

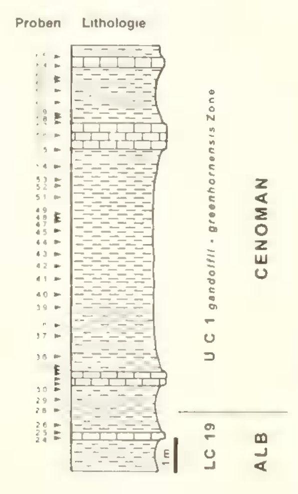


Abb. 2: Profil La Vierre (umgezeichnet nach Fechner (1989)).

Methodik

Fechner (1989) untersuchte die Dinoflagellaten-Zysten und Acritarchen sowie die Pollen- und Sporen-Gehalte von 39 Proben (LV24 - LV65) des Profils quantitativ. Die prozentuale Häufigkeit der verschiedenen Taxa ist in seiner Abb. 10 publiziert, ebenso die Summe aller gezählten Dinoflagellaten-Zysten pro Probe. Diese Abbildung 10 enthält ebenfalls Angaben über die Menge der nicht bestimmten Zysten, die mit 48% in LV24, 40% in LV25 und 34% in

LV26 der Gesamtsumme der gezählten Dinoflagellaten-Zysten extrem hoch liegt. Diese Daten der Zählgruppen FECHNERS (auf Art aber auch auf Gattungsniveau) übernehmen wir unkritisch. Die Taxa dieser Zählgruppen sind in der Regel eindeutig zu erkennen. Wir gehen deshalb davon aus, daß sie von FECHNER in den Proben ziemlich vollständig erkannt und in seinen Zählgruppen erfaßt wurden und in seinen Berechnungen berücksichtigt sind und deshalb nicht als „unerkannte“ Taxa in dem zum Teil recht hohen Anteil unbestimmter Dinoflagellaten-Zysten verborgen sind. Aus diesem Grund haben wir zunächst für jede Probe die tatsächliche Anzahl der unbestimmten Dinoflagellaten-Zysten aus FECHNERS %-Angaben und der Gesamtsumme aller gezählter Dinoflagellaten-Zysten pro Probe zurückgerechnet und diese Anzahl von der Gesamt Summe der gezählten Dinoflagellaten Zysten pro Probe abgezogen. Dann erst wurden die %-Anteile der einzelnen Taxa an dieser neuen Gesamtsumme der tatsächlich von FECHNER bestimmten Zysten (= „DO“) berechnet. Mit diesen Individuenzahlen haben wir unsere Berechnungsweise (BELOW & KIRSCH 1994) durchgeführt. Das den Berechnungen zugrunde liegende, auf natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen basierende System ist zusammen mit den dazugehörenden Codes in Abb. 3 dargestellt.

Wie in KIRSCH & BELOW (1995) dargelegt, ist es bei der Berechnung der relativen %-Häufigkeiten von Taxa wichtig, neben dem berechneten %-Wert der Häufigkeit eines Taxons auch das Konfidenzintervall anzugeben innerhalb dessen mit 95%-iger Sicherheit der wahre %-Wert liegt. Innerhalb des 95%-Konfidenzintervalls (+/– 2 Sigma) kann dieser wahre %-Wert sehr vom berechneten %-Wert abweichen. Die Berechnung erfolgte nach der Formel $\sigma = \sqrt{\frac{p(100-p)}{n}}$ (mit n = Gesamtzahl der Dinoflagellatenzysten Individuen einer übergeordneten Zählgruppe an der die %-Häufigkeiten (die Anteile) der untergeordneten Zählgruppe p berechnet werden und p = errechnete %-Häufigkeit eines Dinoflagellaten-Taxons an n).

Pro Probe wurden auf diese Weise 381 relative %-Häufigkeiten von Taxa an hierarchisch übergeordneten Zählgruppen ermittelt und dann in 381 Kurvendiagrammen dargestellt und analysiert. Davon werden hier 116 Kurven in den Abbildungen 4 bis 35 vorgestellt und im Text beschrieben. Die nicht abgebildeten Kurven zeigen lediglich Einzelvorkommen oder sporadisches Auftreten von Taxa im Profil oder kontinuierliche Präsenz des Taxons in allen Proben mit jeweils sehr niedrigen %-Häufigkeiten. Bei anderen nicht dargestellten Kurven sind Aussagen aufgrund eines zu breiten 95%-Konfidenzintervalls nicht sinnvoll.

Hinsichtlich der Darstellung und traditionellen Analyse der %-Häufigkeiten von Gattungen und ausgewählten Dinoflagellaten-Zysten-Arten an der Gesamt-Assoziation der Dinoflagellaten-Zysten aus organischer Substanz („DO“) und Diskussion dieser Ergebnisse wird auf FECHNER (1989) verwiesen.

Ergebnisse

Die relativen %-Häufigkeiten von Dinoflagellaten-Zysten Gattungen wie sie FECHNER (1989) auf traditionelle Weise berechnete, zeigen keinerlei wirklich auffällige Schwankungen im Profil, die auf merkliche Wechsel der paläoozeanischen Bedingungen hinweisen könnten. Sogar die von FECHNER (1989, S. 62) als besonders markant genannten Veränderungen der relativen Häufigkeiten zwischen den Proben LV26 und LV27 bei *Ovoidinium scabrosum* (von 3% auf 38%), bei *Cyclonephelium distinctum* (von 2% auf 5%), bei der *Pterodinium cingulatum*-Gruppe (von 2% auf 5%), bei der *Spiniferites* Gruppe (von 18% auf 13%), bei *Odontochitina operculata* (von 7% auf 4%) und bei *Palaeohystrichophora infusorioides* (von 3% auf 0%) erscheinen mit Ausnahme des Anstieges bei *Ovoidinium scabrosum* zu gering um als signifikant gedeutet werden zu können. Diese doch sehr gleichmäßigen Verteilungsmuster von Dinoflagellaten-Gattungen im Profil würden die Erwartung von über einen längeren Zeitraum

Code	Zählgruppe
% DO	Dinoflagellaten-Zysten (det.) aus org. Substanz
% IS	Incertae Sedis
% C	Cladopyxidiaceae
% T	Triadiniaceae
% P	Peridiniaceae
% G	Gonyaulacaceae
% G-S	Gonyaulacaceae-sexiform
% G-S-S	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ
% G-S-L	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ
% G-S-L-pA	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-praecingulare Archaeopyle
% G-S-L-pA-mO	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-praecingulare Archaeopyle-monooperculat/3“
% G-S-L-pA-bOmax	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-praecingulare Archaeopyle-bioperculat/2“+3“
% G-S-L-pA-mO-derb	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-praecingulare Archaeopyle-monooperculat/3“ mit derber, dicker Zystenwand
% G-S-L-pA-mO-sonst.	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-praecingulare Archaeopyle-monooperculat/3“, sonstige
% G-S-L-eA	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-epizystale Archaeopyle
% G-S-L-aA	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apicale Archaeopyle
% G-S-L-aA-sph	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apicale Archaeopyle, +/- sphaeroidaler Körper
% G-S-L-aA-sph-accedat	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apicale Archaeopyle, +/- sphaeroidaler Körper, accedat
% G-S-L-aA-sph-prox	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apicale Archaeopyle, +/- sphaeroidaler Körper, proximat
% G-S-L-aA-sph-proxtec	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apicale Archaeopyle, +/- sphaeroidaler Körper, proximat und durch +/- ausgebildetes Tectum z.T. cavat
% G-S-L-aA-cer	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apicale Archaeopyle, ceratioidaler Habitus
% G-S-L-aA-cer-cor	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apicale Archaeopyle, ceratioidaler Habitus, deutlich cornuat
% G-S-L-aA-cer-lent	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apicale Archaeopyle, ceratioidaler Habitus, lenticular d/v abgeplattet
% G-S-L-aA-cer-lent-tec	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apicale Archaeopyle, ceratioidaler Habitus, lenticular d/v abgeplattet, mit Tectum

Abb. 3: Die im Profil auftretenden Gattungen von Dinoflagellatenzysten und die auf biologischer Verwandtschaft basierenden, übergeordneten Zählgruppen unterschiedlicher hierarchischer Klassifikations-Rangstufen, ihre Codierung (Abb. 3a) und ihre Darstellung im Cluster-Diagramm (Abb. 3b).

% G-S-L-aA-cer-lent-nontec	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apicale Archaeopyle, ceratioidaler Habitus, lenticular d/v abgeplattet, ohne Tectum
% G-S-L-aA-elo	Gonyaulacaceae-sexiform-L/Typ-apikale Archaeopyle, elongater Habitus
% G-S-S-prox	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-proximat
% G-S-S-prox-areat	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-proximat, areat
% G-S-S-prox-nonareat	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-proximat, nicht areat
% G-S-S-chor	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-chorat
% G-S-S-chor-sep	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-chorat, septat
% G-S-S-chor-fifo	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-chorat, finate Fortsätze
% G-S-S-cav	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-cavat
% G-S-S-cin-cav	Gonyaulacaceae-sexiform-S/Typ-cingulocavat
% P-aAiAcomb.	Peridiniaceae, apicale Archaeopyle mit interkalarer Archaeopyle combiniert
% P-transA	Peridiniaceae, transapikale Archaeopyle
% T-pA	Triadiniaceae, praecingulare Archaeopyle
% T-aA	Triadiniaceae, apicale Archaeopyle
% T-aA-accedat	Triadiniaceae, apicale Archaeopyle, accedat
% T-aA-areat	Triadiniaceae, apicale Archaeopyle, areat

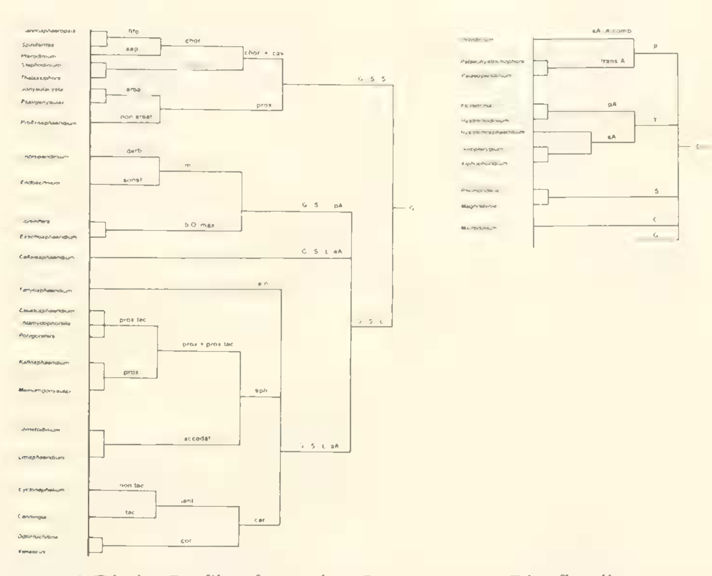


Abb. 3: (Fortsetzung) Die im Profil auftretenden Gattungen von Dinoflagellatenzysten und die auf biologischer Verwandtschaft basierenden, übergeordneten Zählgruppen unterschiedlicher hierarchischer Klassifikations-Rangstufen, ihre Codierung (Abb. 3a) und ihre Darstellung im Cluster-Diagramm (Abb. 3b).

stabilen palaeoozeanischen Bedingungen im Zentrum des Vocontischen Trogs bestärken, wie sie vor allem bei Kenntnis der palaeogeographischen Lage des Profils im Zentralteil des Vocontischen Trogs und der makroskopisch sehr monotonen Sedimentabfolge spontan entsteht.

Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen der traditionellen Ermittlung von relativen Häufigkeiten von Taxa innerhalb einer Assoziation zeigt diese neue Berechnungsweise in sehr vielen Fällen ausgeprägte, markante plötzliche Schwankungen der %-Häufigkeitswerte von Taxa unterschiedlichster hierarchischer Rangstufe zwischen zwei Proben, sowie deutliche Trends in der %-Häufigkeitsverteilung über den gesamten Profilverlauf hinweg. Diese Verteilungsmuster von biologisch natürlichen Dinoflagellaten-Taxa machen auf Umweltveränderungen aufmerksam, die man bei der eintönigen Lithologie der Abfolge nicht erwarten würde. Diese Verteilungsmuster werden nun im folgenden detailliert besprochen.

Auf der anderen Seite zeigen diese Berechnungsergebnisse ebenso wie die traditionellen Resultate, daß die zwischengeschalteten Kalkbänke sich nicht(!) durch typisch geänderte %-Häufigkeiten der Dinoflagellaten von den Mergeln unterscheiden. Die Entstehung ist dann nicht auf veränderte physikalisch-chemische Umweltbedingungen und Bioproduktivität in der Wassersäule, sondern vielmehr auf Reaktionsmechanismen in der Sedimentsäule während der Diagenese zurückzuführen, was ja auch schon FECHNER (1989) vermutete.

Die Assoziationen der Dinoflagellaten-Zysten aus organischer Substanz („DO") des Profils La Vierre setzen sich überwiegend aus den drei Familien Gonyaulacaceae („G") (Abb. 4a), Peridiniaceae („P") (Abb. 4b) und Triadiniaceae („T") (Abb. 4c) zusammen. Nur sporadisch treten Cladopyxidiaceae („C") mit 1,3% an „DO" in LV33 und unter 1% an „DO" in LV26, LV28, LV34, LV48, LV49 und LV60 auf (Abb. 4d). Der Anteil der Incertae Sedis mit den Gattungen *Maghrebinia* und *Rhombodella* an „DO" bleibt unter 3% (Abb. 4e).

1. Die Gonyaulacaceae („G")

Die Gonyaulacaceae dominieren in der Regel zwischen 80% und 90% an „DO" die Vergesellschaftungen (Abb. 4a). Die Oszillationen der %-Häufigkeitswerte bleiben weitgehend moderat. Hiervon ausgenommen ist ein markanter Abfall der %-Werte in den Proben LV28 - LV30 unmittelbar über der Alb/Cenoman-Grenze, wo die Gonyaulacaceae nur noch 50% - 60% an „DO" erreichen. In diesen Proben sind die Peridiniaceae entsprechend häufiger (Abb. 4b). Diesem Einbruch der Gonyaulacaceae %-Häufigkeit geht eine sukzessive Abnahme von 90% auf ca. 80% voran und diesem folgt ein ebenso sukzessiver Anstieg der relativen Häufigkeit, bis in LV36 die Gonyaulacaceae wieder 90% an „DO" erreichen. Dieser Wechsel von gleichmäßig sehr hohen %-Anteilen der Gonyaulacaceae um immerhin 30–40% ist auffällig. Ein zweiter, wenn auch schwächerer Rückgang der Gonyaulacaceae-Häufigkeit auf 70% an „DO" ist in LV59 zu erkennen.

1.1. Die „G-S"-Zysten

Die Familie Gonyaulacaceae wird im vorliegenden Material zu 100% vom sexiformen gonyaulacoiden Bautyp („G-S") gebildet, so daß die %-Häufigkeits-Verteilungskurve „G-S" an „DO" der Kurve „G" an „DO" (Abb. 4a) entspricht. Ebenso sind deshalb alle %-Häufigkeits-Kurven von Zählgruppen an „G-S" identisch mit denen an „G".

Innerhalb des sexiformen gonyaulacoiden Bautyps werden die zwei prinzipiell verschiedenen Zystentypen mit S-Sulcus („G-S-S"-Zysten) und mit L-Sulcus („G-S-L"-Zysten) unterschieden (Abb. 5).

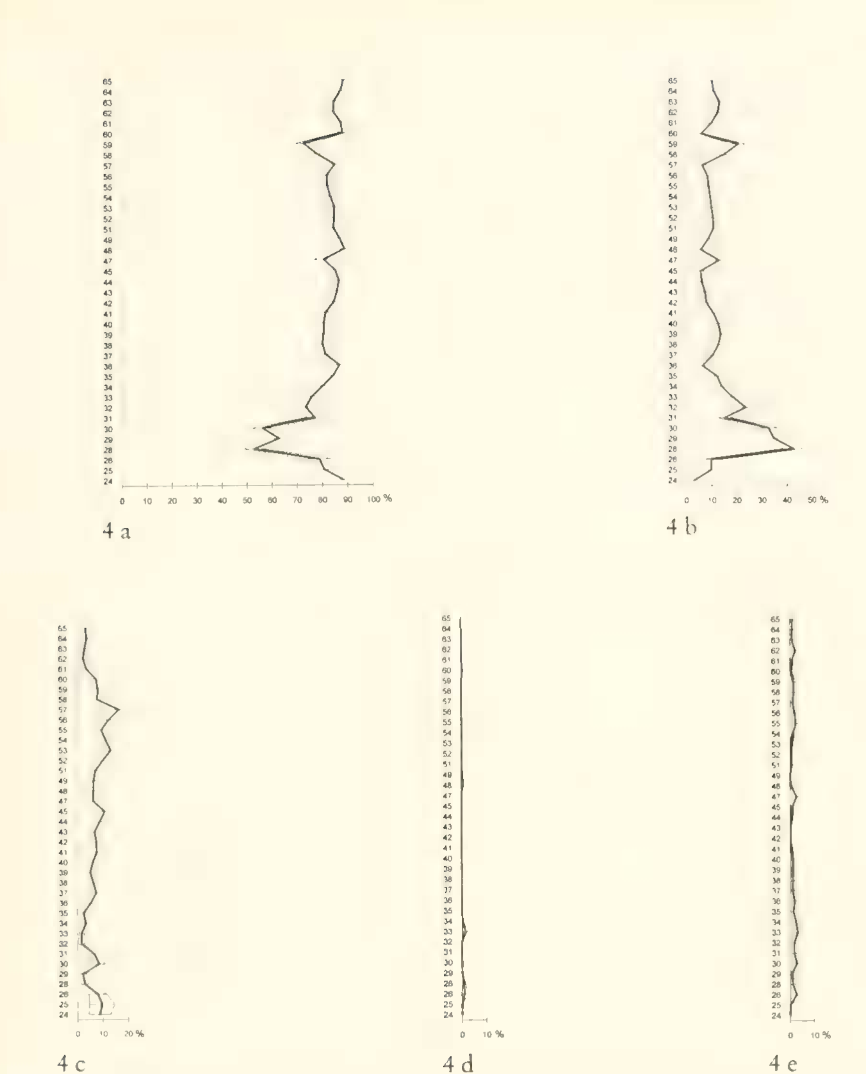


Abb. 4: Relative %-Häufigkeiten der Gonyaulacaceae (Abb. 4a), Peridiniaceae (Abb. 4b), Triadiniaceae (Abb. 4c), Cladopyxidiaceae (Abb. 4d) und der Sammelgruppe Incertae Sedis (Abb. 4e) an der gesamten Sporopollenin-Dinoflagellatenzysten Menge („DO“).

1.1.1. Die „G-S-S“-Zysten

Rhythmische, sukzessiv über mehrere aufeinander folgende Proben stattfindende Zunahme und Abnahme ihrer %-Häufigkeiten an „G“ findet bei den „G-S-S“-Zysten und „G-S-L“-Zysten statt (Abb. 5b, d), wobei die %-Werte der „G-S-S“-Zysten an „G“ meist zwischen 20% und 35% liegen. Die %-Häufigkeiten der „G-S-L“-Zysten an „G“ liegen, mit Ausnahme von LV57, mit 65% bis 89% in aller Regel deutlich höher. Diesen rhythmischen Oszillationen ist ein extrem schwacher Trend der %-Häufigkeitsabnahme der „G-S-S“-Zysten an „G“ überlagert. Markante Häufigkeitsverschiebungen wie von „G“ an „DO“ im Alb/Cenoman-Grenzbereich (siehe oben) sind nicht zu erkennen.

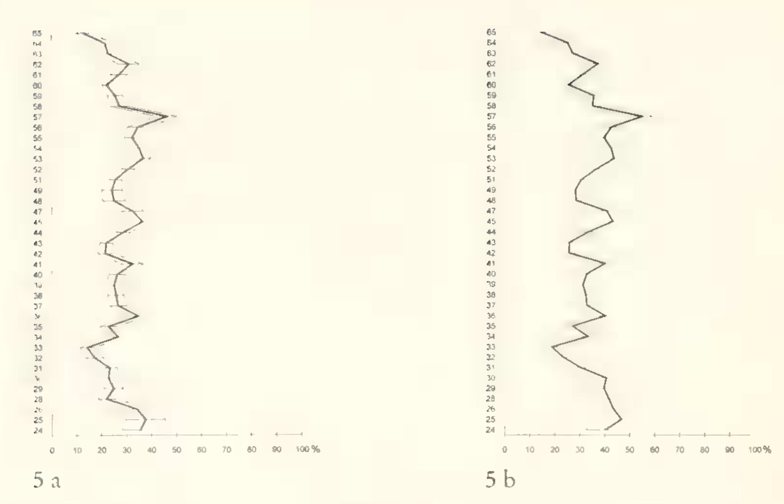


Abb. 5: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-S"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 5a) und „G" (Abb. 5b); relative %-Häufigkeiten der „G-S-L"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 5c) und „G" (Abb. 5d).

1.1.1.1. Die choraten „G-S-S"-Zysten

Innerhalb der „G-S-S"-Zysten dominiert der chorate Bautyp gleichmäßig mit 90% – 95% (Abb. 6b) gegenüber dem cavaten und proximaten Bautyp mit jeweils unter 5%. Diese Vormacht bedingt auch den sehr ähnlichen Kurvenverlauf der „G-S-S-chor"-Zysten an „G" (Abb. 6a) und der „G-S-S"-Zysten an „G". Aus diesem Grunde stimmt die %-Häufigkeitskurve der „G-S-S-chor"-Zysten an „DO" auch weitgehend mit der %-Häufigkeitskurve der „G-S-S"-Zysten an „DO" (Abb. 5a) überein.

Beim Vergleich der Abb. 7d mit Abb. 8d ist zu erkennen, daß zu den choraten Zysten der Gonyaulacaceae mit S-Sulcus überwiegend Taxa mit finaten Fortsätzen gehören (im vorliegenden Material die dominante Gattung *Spiniferites* und die selten vorkommende Gattung *Cannosphaeropsis*) und das einzige Taxon mit finaten Septen, die Gattung *Pterodinium*, auffällig weniger häufig ist.

Da *Spiniferites*, von wenigen Ausnahmen abgesehen, zu 100% die übergeordnete Zählgruppe „G-S-S-chor-fifo" und *Pterodinium* zu 100% die übergeordnete Zählgruppe „G-S-S-chor-sep" aufbaut, sind die folgenden %-Häufigkeitskurven identisch: *Spiniferites* an „G-S-S-chor" und „G-S-S-chor-fifo" an „G-S-S-chor", *Spiniferites* an „G-S-S" und „G-S-S-chor-fifo" an „G-S-S", *Spiniferites* an „G" und „G-S-S-chor-fifo" an „G", *Spiniferites* an „DO" und „G-S-S-chor-fifo" an „DO", *Pterodinium* an „G-S-S-chor" und „G-S-S-chor-sep" an „G-S-S-chor", *Pterodinium* an „G-S-S" und „G-S-S-chor-sep" an „G-S-S", *Pterodinium* an „G" und „G-S-S-chor-sep" an „G", *Pterodinium* an „DO" und „G-S-S-chor-sep" an „DO".

Über weite Bereiche des Profils sind die Häufigkeiten der „G-S-S-chor-fifo"-Zysten und „G-S-S-chor-sep"-Zysten an den ihnen übergeordneten Zählgruppen „G-S-S" und „G-S-S-chor" sehr stabil und oszillieren nur leicht. Davon gibt es zwei Ausnahmen: deutlich ist in Abb. 7c, d die kontinuierliche Verringerung der Taxa mit finaten Anhängen ab Probe LV24 über die Alb/Cenoman Grenze hinweg zum Minimalwert des Profils in LV29 und dann ein erneuter Anstieg der %-Häufigkeit bis LV32 zu erkennen. Eine schwächere Reduktion ist in LV62 ausgebildet. Bei der Gattung *Pterodinium* respektive der Zählgruppe mit finaten Septen ist stattdessen entsprechend eine %-Häufigkeitszunahme im Alb/Cenoman-Grenzbereich entwickelt.

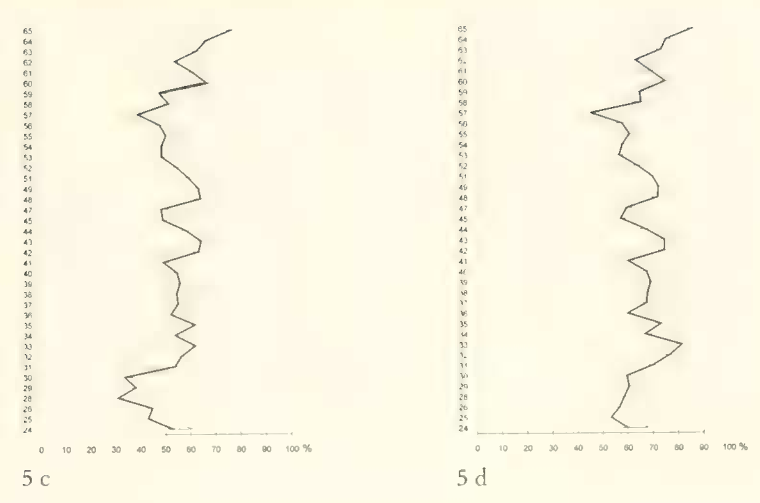


Abb. 5: (Fortsetzung) Relative %-Häufigkeiten der „G-S-S"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 5a) und „G" (Abb. 5b); relative %-Häufigkeiten der „G-S-L"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 5c) und „G" (Abb. 5d).

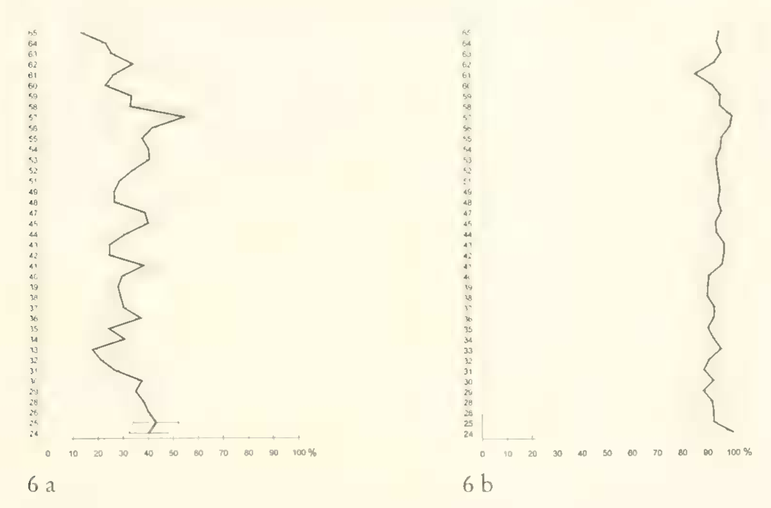


Abb. 6: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-S-chor"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „G" (Abb. 6a) und an „G-S-S" (Abb. 6b).

1.1.1.2. Die cavaten und cingulocavaten „G-S-S"-Zysten

Cavate „G-S-S"-Taxa, im vorliegenden Material ist das im wesentlichen die Gattung *Stephodinium* und selten auch die Gattung *Thalassiphora,* treten mit bis maximal 10% an „G-S-S" gleichmäßig im Profil auf (Abb. 9a, b).

1.1.1.3. Die proximaten „G-S-S"-Zysten

Proximate „G-S-S"-Taxa, im wesentlichen *Gonyaulacysta* und nur in LV34 zwei Individuen der Gattung *Psaligonyaulax*, treten mit bis maximal 10% an „G-S-S" gleichmäßig im Profil auf (Abb. 9c, d).

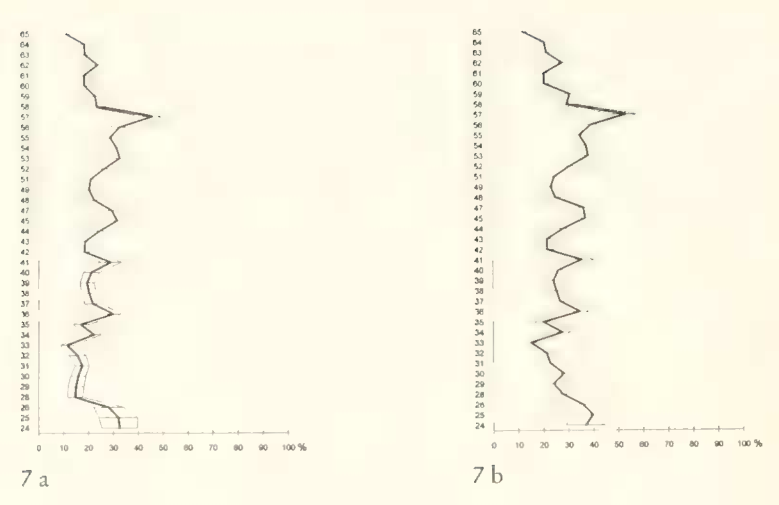


Abb. 7: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-S-chor-fifo“-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 7a), „G“ (Abb. 7b), „G-S-S“ (Abb. 7c) und „G-S-S-chor“ (Abb. 7d).

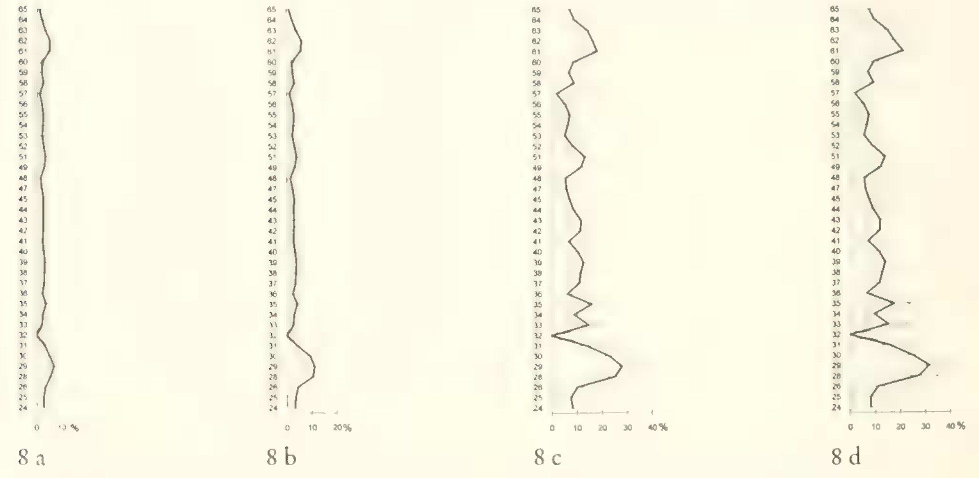
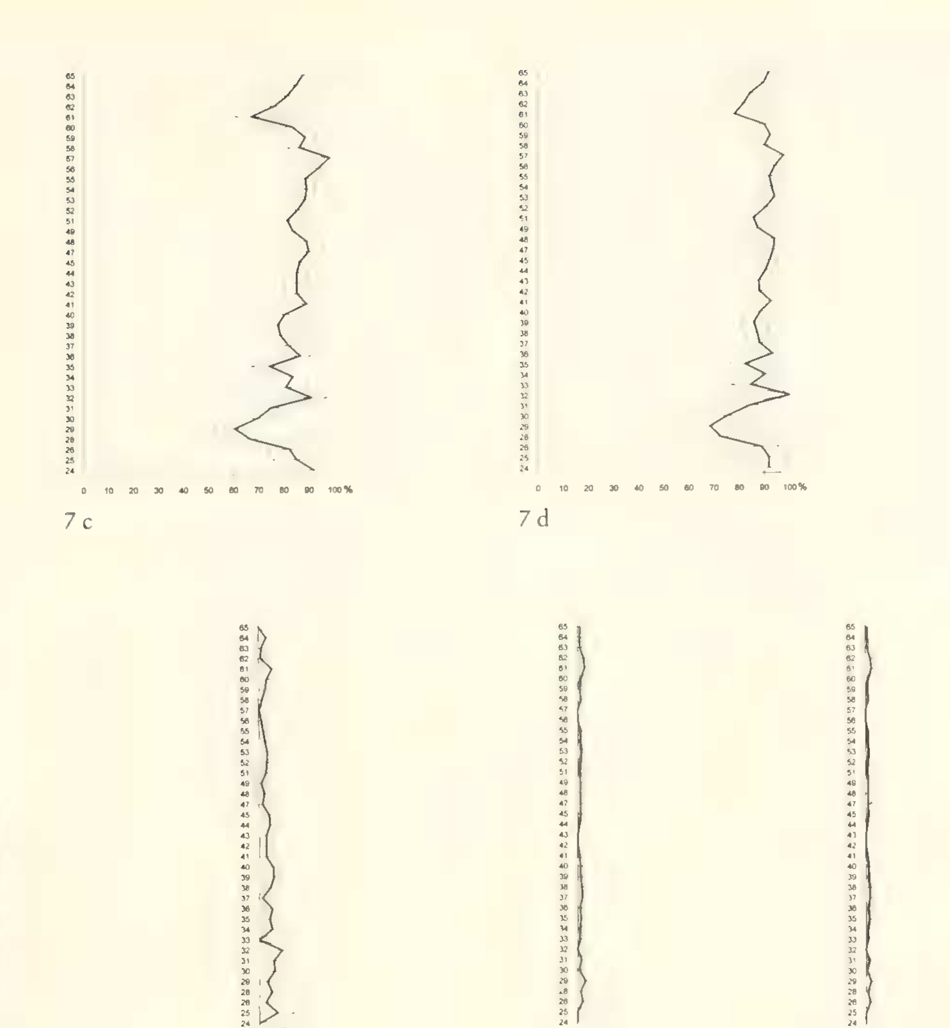


Abb. 8: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-S-chor-sep“-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 8a), „G“ (Abb. 8b), „G-S-S“ (Abb. 8c) und „G-S-S-chor“ (Abb. 8d).

1.2. Die „G-S-L“-Zysten

Rhythmische, sukzessiv über mehrere aufeinander folgende Proben stattfindende Zunahme und Abnahme ihrer %-Häufigkeiten an „G“ findet wie bei den „G-S-S“-Zysten auch bei den „G-S-L“-Zysten statt (Abb. 5c, d). Die %-Häufigkeiten der „G-S-L“-Zysten an „G“ liegen mit Ausnahme von LV57 zwischen 65% und 89% in aller Regel deutlich über der %-Häufigkeit der „G-S-S“-Zysten an „G“. Diesen rhythmischen Oszillationen ist ein sehr schwacher Trend der %-Häufigkeitszunahme der „G-S-L“-Zysten an „G“ überlagert. Markante Häufigkeitsverschiebungen wie bei den Anteilen der Gonyaulacaceae an „DO“ (siehe oben) sind nicht zu erkennen.



9 a 9 b 9 c 9 d

Abb. 9: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-S-cav-cin"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „G" (Abb. 9a) und an „G-S-S" (Abb. 9b); relative %-Häufigkeiten der „G-S-S-prox"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „G" (Abb. 9c) und an „G-S-S" (Abb. 9d).

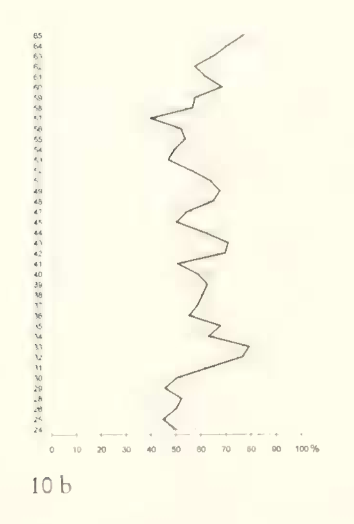
1.2.1. Die „G-S-L"-Zysten mit apikaler Archaeopyle

Innerhalb der Gonyaulacaceae mit L-Sulcus dominieren die Taxa mit apikaler Archaeopyle gleichmäßig mit zwischen 85% und 95%, in LV32 sogar zu 100% (Abb. 10) gegenüber dem Bautyp mit präcingularer Archaeopyle (Abb. 22) und dem nur sporadisch auftretendem Bautyp mit epizystaler Archaeopyle (Abb. 23). Im Profilverlauf ist ein schwacher Trend der %-Häufigkeitszunahme der „G-S-L-aA"-Zysten an „DO" (Abb. 10c) und an „G" (Abb. 10b) zu erkennen.

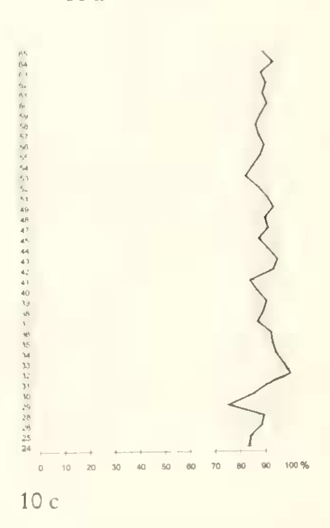
Innerhalb der „G-S-L"-Zysten mit apikaler Archaeopyle können die drei typischen Ausbildungen des Zystenkörpers unterschieden werden: 1) sphaeroidaler Habitus, 2) ceratioidaler Habitus und 3) elongater Habitus.

Abb. 10: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 10a), „G" (Abb. 10b) und „G-S-L" (Abb. 10c).

10 a



10 b



10 c

Von elongaten Zysten der „G-S-L-aA"-Gruppe fand FECHNER (1989) in La Vierre nur die Gattung *Tanyosphaeridium*, die nur sporadisch und dann auch nur mit maximal 1% Häufigkeit an „DO" auftritt.

Demgegenüber sind die beiden anderen Gruppen wesentliche Elemente der Dinoflagellaten-Assoziationen von La Vierre, wobei die %-Häufigkeit von „G-S-L-aA-sph" an „DO", an „G", an „G-S-L" und an „G-S-L-aA" immer über der von „G-S-L-aA-cer" an „DO", an „G" und an „G-S-L" liegt (vergleiche Abb. 11 mit Abb. 17).

1.2.1.1. Die „G-S-L-aA"-Zysten mit sphaeroidalem Habitus

Die %-Häufigkeitsverteilung von „G-S-L-aA-sph" an „DO", an „G", an „G-S-L" und an „G-S-L-aA" erlaubt eine Zweiteilung des Profils durch einen markanten Anstieg der %-Häufigkeit der „G-S-L-aA-sph"-Zysten, z.B. an „G-S-L-aA" (Abb. 11d) um 40% von 50% auf 90% unmittelbar über der Alb/Cenoman-Grenze von Probe LV28 ab sukzessive über mehrere Proben bis zu LV32. Im Hangenden von LV32 beträgt die %-Häufigkeit dann gemittelt etwa 75%, aber mit deutlichen Oszillationen der %-Werte zwischen 65% und 85%.

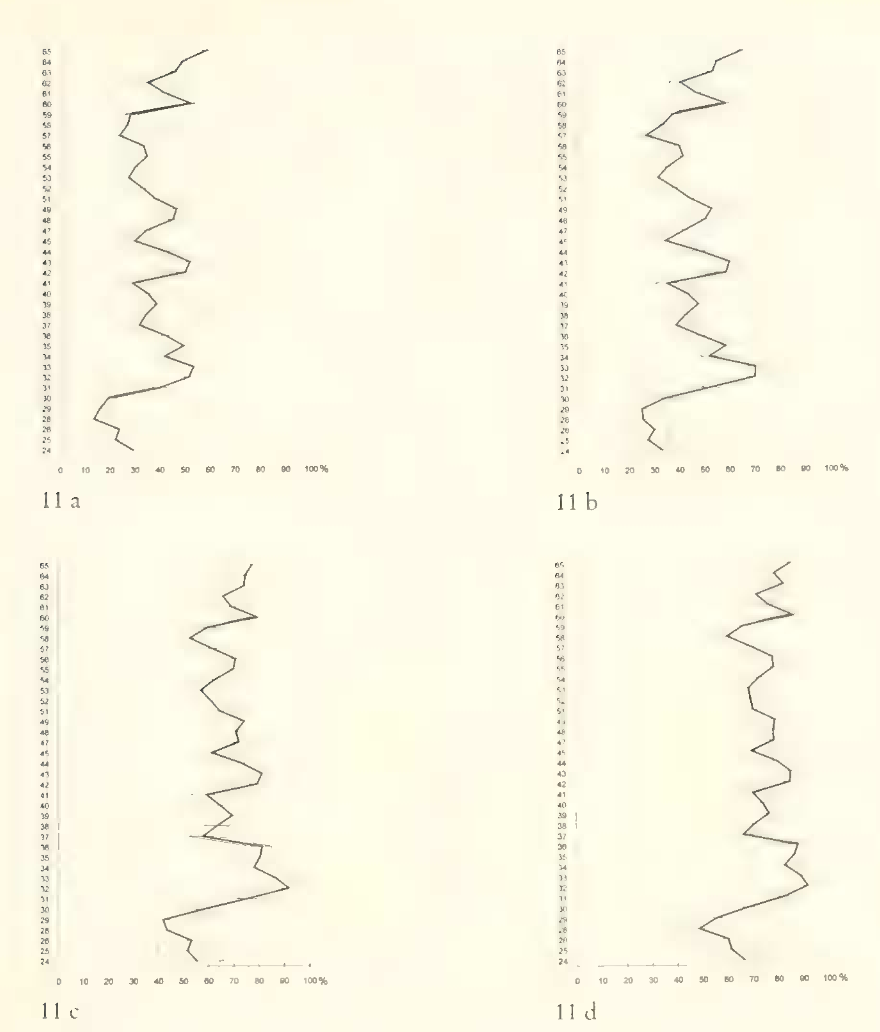


Abb. 11: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-<u>sph</u>“-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 11a), „G“ (Abb. 11b), „G-S-L“ (Abb. 11c) und „G-S-L-aA“ (Abb. 11d).

Im Liegenden der Alb/Cenoman-Grenze ist zwischen LV24 und LV28 eine sukzessive Reduktion der %-Häufigkeit von 65% auf den Minimalwert im Profil von 50% zu erkennen. Ein kongruenter Kurvenverlauf zu diesem Beispiel, dann aber mit anderen %-Werten, findet sich auch bei den Häufigkeiten von „G-S-L-aA-<u>sph</u>“-Zysten an „DO“, an „G“ und an „G-S-L“ (Abb. 11a, b, c).

1.2.1.1.1. Die „G-S-L-aA-sph-<u>prox+proxtec</u>“-Zysten

Zu den %-Häufigkeitskurven der „G-S-L-aA-sph“-Zysten an „DO“, „G“ und „G-S-L“ fast kongruenter Kurvenverlauf gilt auch für die %-Häufigkeiten des Subbautyps der „G-S-L-aA-sph-<u>prox+proxtec</u>“-Zysten (vergleiche Abb. 12a, b, c, d mit Abb. 11a, b, c, d). Diese „G-S-L-aA-sph-<u>prox+proxtec</u>“-Zysten stellen im Hangenden der Alb-Cenoman-Grenze fast konstant 90%-95% der „G-S-L-aA-sph“-Zysten (Abb. 12e). Nur in LV29 und LV62 gehen sie auf 85% an „G-S-L-aA-sph“ zurück. Auffällig ist jedoch die Verteilung in den

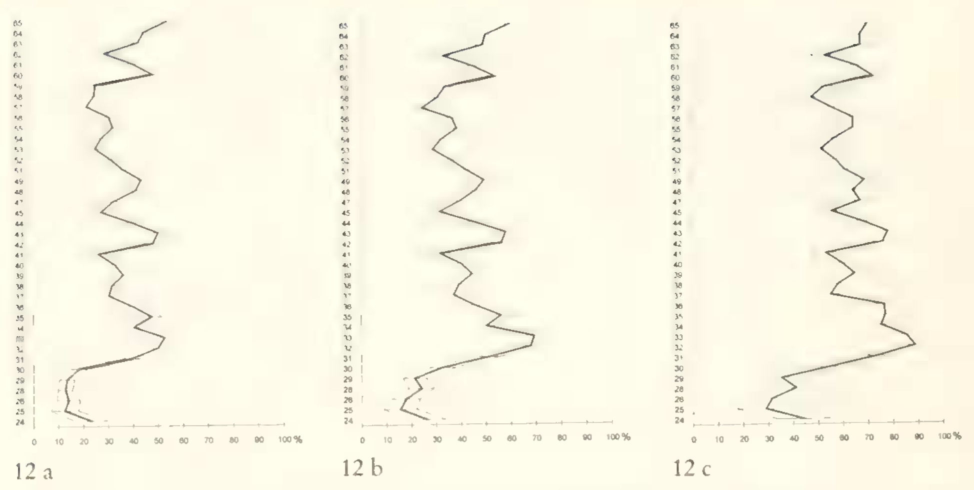


Abb. 12: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-prox+proxtec“-Zysten anden übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 12a), „G“ (Abb. 12b), „G-S-L“ (Abb. 12c), „G-S-L-aA“ (Abb. 12d) und „G-S-L-aA -sph“ (Abb. 12e).

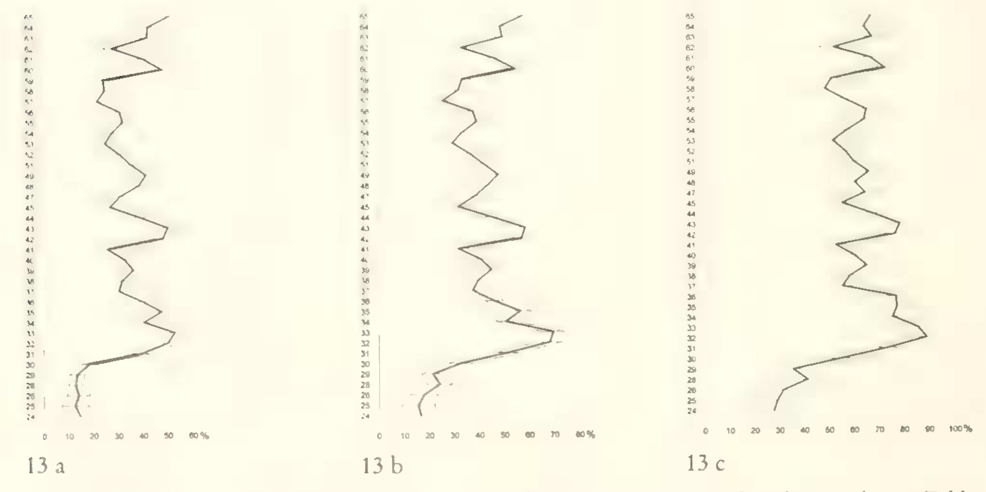
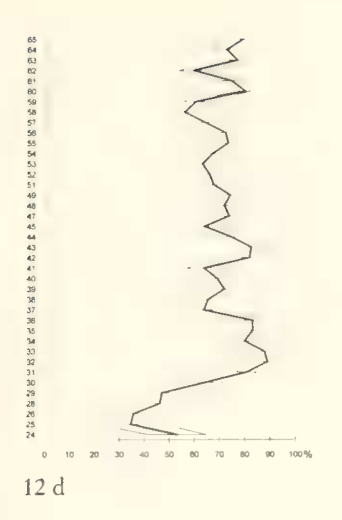


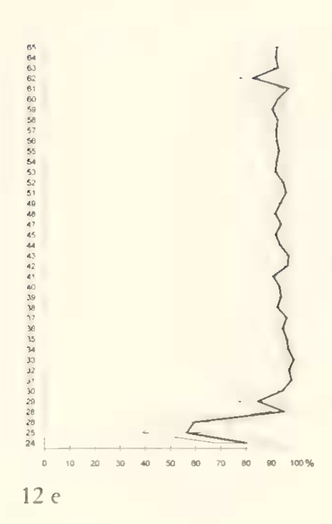
Abb. 13: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA -sph-proxtec“-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 13a), „G“ (Abb. 13b), „G-S-L“ (Abb. 13c), „G-S-L-aA“ (Abb. 13d), „G-S-L-aA -sph“ (Abb. 13e) und an „G-S-L-aA -sph-prox+proxtec“ (Abb. 13f).

3 Proben (LV24 - LV26) im Liegenden der Grenze. In LV24 ist die %-Häufigkeit mit 80% bereits deutlich niedriger als im Hangenden der Grenze (siehe oben) und geht dann in LV25 abrupt um 25% auf 55% zurück (beziehungsweise 60% in LV24). Dann erfolgt über die Alb/Cenoman-Grenze hinweg wiederum abrupt ein Anstieg von 60% in LV26 um 35% auf 95% in LV28 (Abb. 12e).

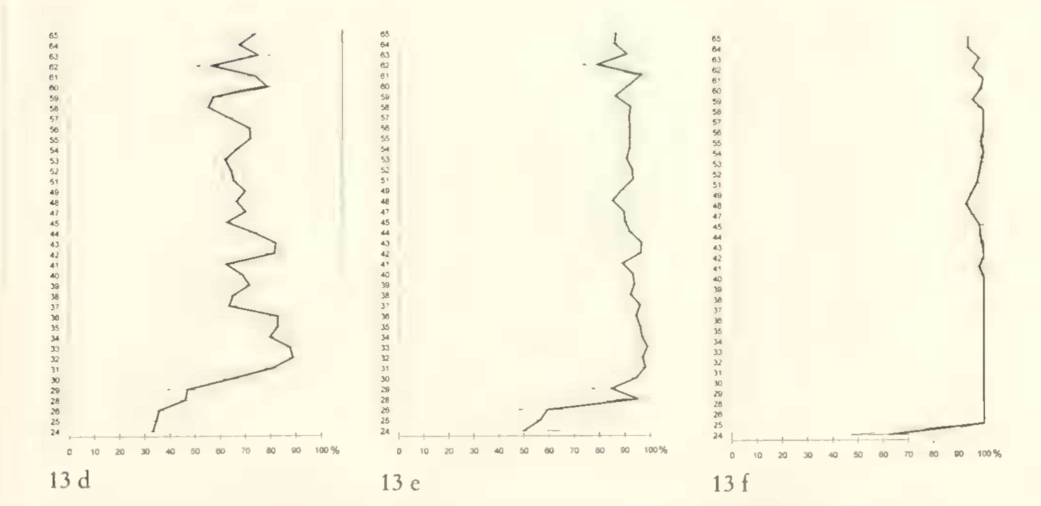
Zu diesem Bautyp zählen wir kleine, sphaeroidale Zysten, die areat oder nonareat sind und auch einen mehr oder weniger dichten Besatz mit niedrigen Fortsätzen haben können. Über diesen Fortsätzen kann sich partiell, oder die gesamte Zyste einhüllend, ein Tectum entwikkeln. Die Reduktion der das Tectum tragenden Fortsätze ist möglich, was zu Zysten mit Pericoelen oder cavaten Zysten führt. Oder das Tectum liegt partiell dem Pedium auf und



12 d



12 e



13 d 13 e 13 f

stützt und trägt sich somit selber. Alveolen zwischen Pedium und undulierendem Tectum geben der Zystenwand dann eine blasige Struktur. Diese sehr weite Variation im Zysten-Wandbau führte in der bisherigen Klassifikation zu einer extremen Aufsplittung in eine Vielzahl von Gattungen.

1.2.1.1.1.1. Die „G-S-L-aA-sph-proxtec"-Zysten

Die Abb. 13f zeigt, daß mit Ausnahme der untersten Probe LV24, die „G-S-L-aA-sph-proxtec"-Zysten mit 95%-100% die übergeordnete Zählgruppe „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec" dominieren (in LV24 sind es nur 65%).

Die Anteile der „G-S-L-aA-sph-proxtec"-Zysten an „G-S-L-aA-sph" (Abb. 13e), an „G-S-L-aA" (Abb. 13d), an „G-S-L" (Abb. 13c) und an „G" nehmen im Alb/Cenoman-Grenzintervall von den niedrigsten Werten in der tiefsten Probe LV24 bis LV29 etwas zu, im Hangenden von LV29 bis LV32 aber verdreifachen sich die %-Werte rasch und kontinuierlich.

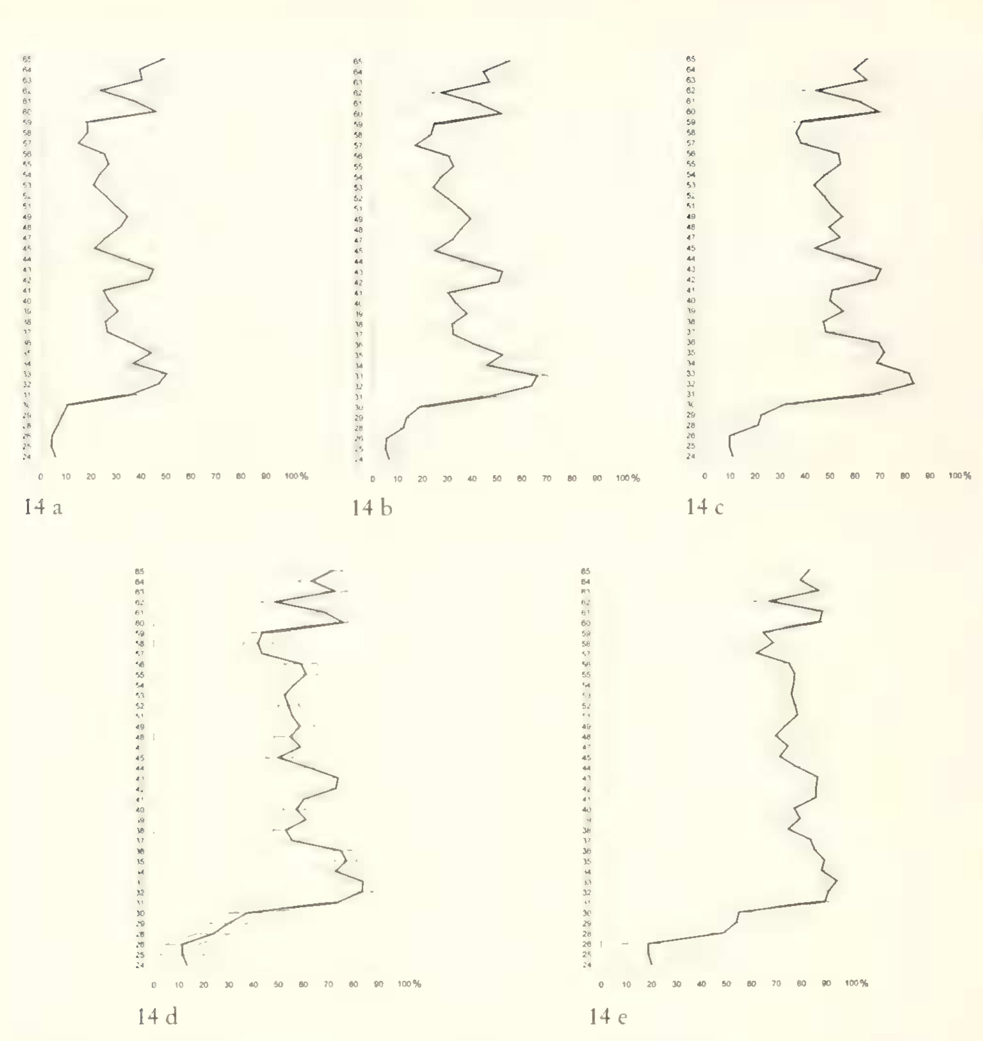
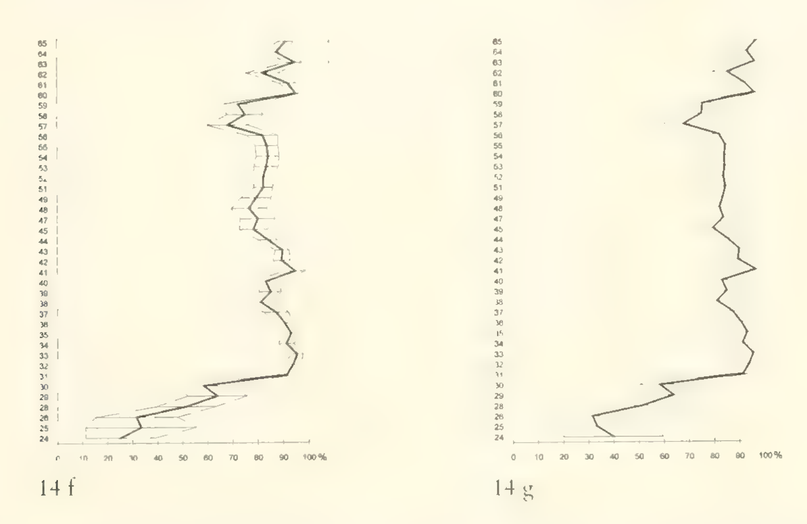


Abb. 14: Relative %-Häufigkeiten der Gattung *Chlamydophorella* an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 14a), „G" (Abb. 14b), „G-S-L" (Abb. 14c), „G-S-L-aA" (Abb. 14d), „G-S-L-aA-sph" (Abb. 14e), „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec" (Abb. 14f) und an „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec-proxtec" (Abb. 14g).

Diese %-Häufigkeitsverteilung der „G-S-L-aA-sph-proxtec"-Gruppe wird durch die *Chlamydophorella*-Häufigkeit diktiert. Die Gattung erreicht im Alb/Cenoman-Grenzbereich LV24 bis LV30 5%-10% an „DO", im Hangenden von LV30 ist *Chlamydophorella* mit 20% bis 50% an „DO" eine sehr häufige Gattung der Dinoflagellaten-Zysten-Assoziationen aus organischer Substanz. In Abb. 14a-g haben wir deshalb für dieses dominante Taxon beispielhaft einmal die komplette Serie der %-Häufigkeiten an übergeordneten verwandten Taxa abgebildet. Dabei ist immer die deutliche Zweiteilung des Verteilungsmusters im Profil mit hohen Werten im Hangenden von LV32 zu erkennen im Gegensatz zu den drastisch niedrigeren %-Werten im Alb-Cenoman-Grenzbereich im Liegenden von LV32.

Im Gegensatz dazu zeigt die zweite Gattung der „G-S-L-aA-sph-proxtec"-Zysten eine sehr gleichmäßige Häufigkeitsverteilung mit fast konstanten %-Werten an „DO" (vergleiche Abb.

14 mit Abb. 15a). Während bei *Chlamydophorella* bereits in der Kurve der %-Häufigkeitswerte an „DO" deutlich erkennbare Schwankungen dann durch unsere Berechnungen der %-Häufigkeiten an „G", an „G-S-L", an „G-S-L-aA", an „G-S-L-aA-sph", an „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec" und an „G-S-L-aA-sph-proxtec" noch verstärkt werden (Abb. 14b-g), zeigt das von uns ebenfalls komplett abgebildete Beispiel der %-Häufigkeitskurven der Gattung *Cleistosphaeridium* wie durch unsere Methode zusätzliche Informationen gewonnen werden können. Die geringen Schwankungen im Kurvenverlauf von *Cleistosphaeridium* an „DO" fallen nicht auf, wohl aber die dann in den %-Kurven von *Cleistosphaeridum* an „G-S-L", an „G-S-L-aA", an „G-S-L-aA-sph", und an „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec" erkennbaren markanten Verteilungsunterschiede. Die Abb. 15d-f lassen zunehmend deutlicher erkennen, wie die %-Häufigkeit von *Cleistosphaeridium* an verwandten hierarchisch übergeordneten Zählgruppen im Alb/Cenoman-Grenzbereich bis einschließlich LV30 hoch sind, dann von LV30 zu LV31 auf unter 10% an „G-S-L-aA", an „G-S-L-aA-sph", an „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec" und an „G-S-L-aA-sph-proxtec" absinken. Im Hangenden von LV31 ist ein Trend stetiger Zunahme bis LV57 und dann ein Trend stetiger Abnahme zum Top des Profils zu erkennen.



14 f 14 g

Die nur sporadisch und dann mit nur wenigen Individuen auftretenden Gattungen *Kallosphaeridium*, *Polygonifera* und *Meiourogonyaulax* fallen bei diesen Verteilungsmustern proximater und proximotectater „G-S-L-aA-sph"-Zysten nicht ins Gewicht.

1.2.1.1.2. Die accedaten „G-S-L-aA-sph"-Zysten

Die accedaten sphaeroidalen „G-S-L-aA"-Zysten sind zwar an allen übergeordneten Zählgruppen wesentlich geringer beteiligt als die „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec"-Zysten (vergleiche Abb. 16a-e mit Abb. 12), zeigen aber ebenfalls ein charakteristisches Verteilungsmuster. Es fällt auf, daß die %-Häufigkeit von „G-S-L-aA-sph-accedat" an „DO" (Abb. 16b), an „G-S-L" (Abb. 16c), an „G-S-L-aA" (Abb. 16d) und an „G-S-L-aA-sph" (Abb. 16e) im Alb/Cenoman-Grenzbereich in den Proben LV24-LV26 markant ansteigt, im Intervall LV28 bis LV65 aber extrem stabil niedrige %-Werte aufweist. Hiervon ist der auffällige Ausschlag in LV62 ausgenommen. Diese Kurven (Abb. 16) entsprechen weitgehend denen der Gattung *Lithosphaeridium* an den ihr übergeordneten Zählgruppen.

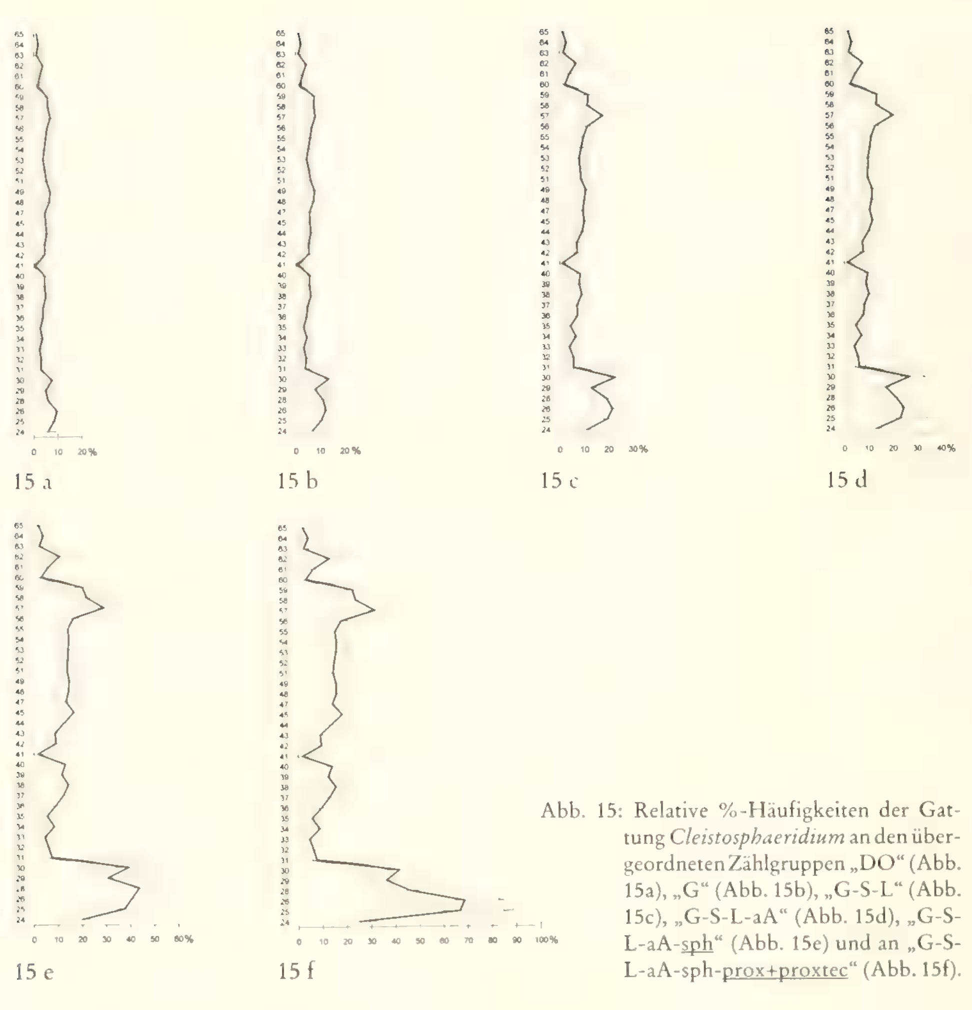


Abb. 15: Relative %-Häufigkeiten der Gattung *Cleistosphaeridium* an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 15a), „G" (Abb. 15b), „G-S-L" (Abb. 15c), „G-S-L-aA" (Abb. 15d), „G-S-L-aA-sph" (Abb. 15e) und an „G-S-L-aA-sph-prox+proxtec" (Abb. 15f).

Das bedeutet, von den „G-S-L"-Zysten mit apikaler Archaeopyle und sphaeroidalem Habitus sind die großen Zysten mit langen Fortsätzen in dieser Fazies des äußeren Neritikums und Ozeans generell seltener als die kleinen, massiven proximaten Zysten.

1.2.1.2. -Die „G-S-L-aA"-Zysten mit ceratioidalem Habitus

Die zweithäufigste Subgruppe der „G-S-L"-Zysten mit apikaler Archaeopyle sind nach den Zysten mit sphaeroidalem Habitus die Zysten mit ceratioidalem Habitus. Dabei lassen die %-Häufigkeitswerte dieses Bautyps und aller hierarchisch niedriger Bautypen an „DO" keine charakteristischen Verteilungsmuster erkennen (Abb. 17a, 18a, 19a, 20a, 21a). Dies ändert sich jedoch bei der %-Häufigkeitsverteilung von „G-S-L-aA-cer" an „G-S-L (Abb. 17c) und an „G-S-L-aA" (Abb. 17d). Deutlich ist ein Anstieg der %-Häufigkeit zu maximalen Werten in LV28 direkt über der Alb/Cenoman-Grenze und anschließender deutlicher Abfall der Werte zu erkennen. Ab LV30 oszillieren die %-Werte zwischen 10% und 30% im weiteren Profilverlauf. Diese Werte liegen dann im Mittel niedriger als noch vor dem Ausschlag an der Alb/Cenoman-Grenze. An der Zusammensetzung der „G-S-L-aA-cer" Gruppe sind lenticulare und cornuate Zysten gleichermaßen beteiligt (vergleiche Abb. 18e mit Abb. 21e).

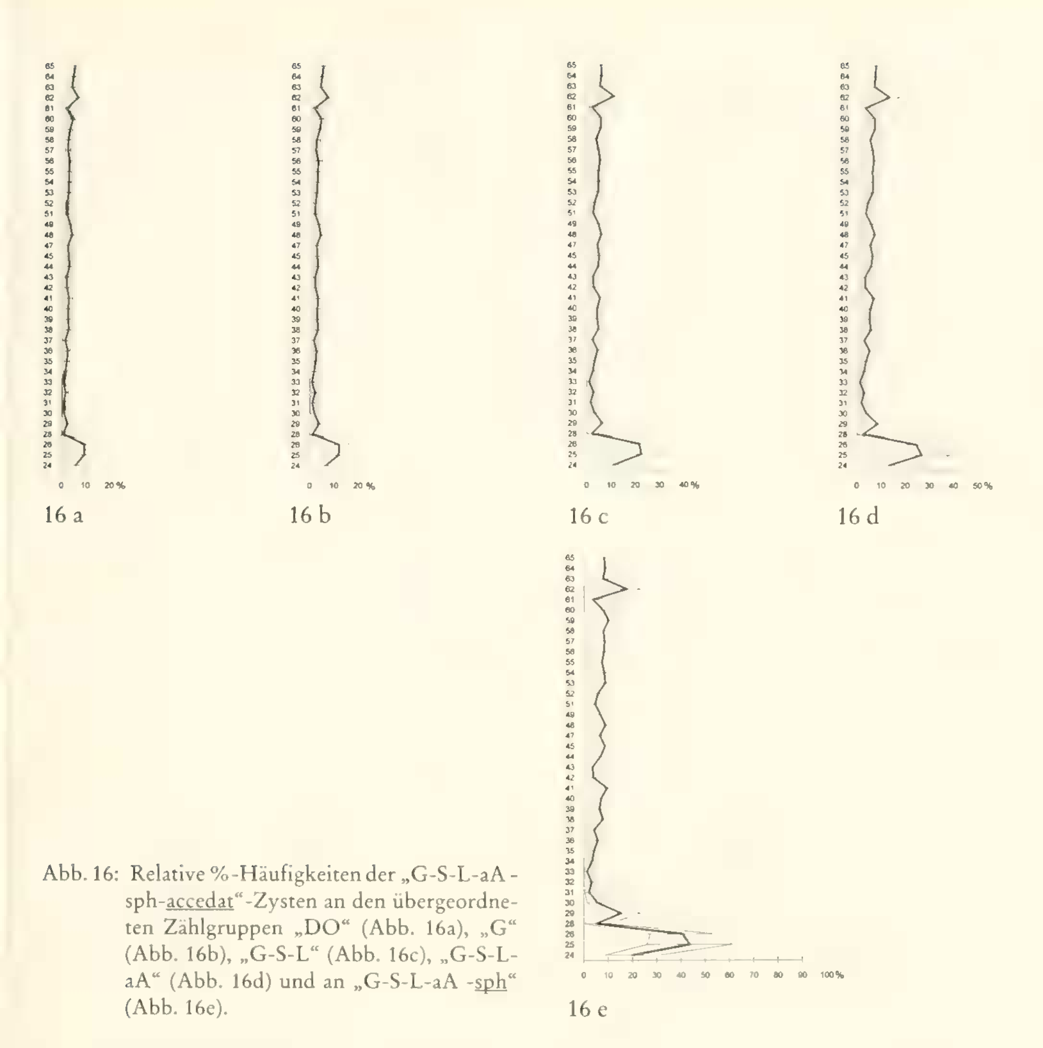


Abb. 16: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-sph-accedat"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 16a), „G" (Abb. 16b), „G-S-L" (Abb. 16c), „G-S-L-aA" (Abb. 16d) und an „G-S-L-aA -sph" (Abb. 16e).

1.2.1.2.1. Die lenticularen „G-S-L-aA-cer"-Zysten

Der bei den „G-S-L-aA-cer"-Zysten erkennbare Ausschlag zu maximalen %-Werten an „G", an „G-S-L" und an „G-S-L-aA" im Alb/Cenoman-Grenzbereich ist auch bei den „G-S-L-aA-lent"-Zysten an „G" (Abb. 18b), an „G-S-L" (Abb. 18c) und an „G-S-L-aA" (Abb. 18d) zu erkennen. So steigen die Werte von jeweils 0% in LV24 auf 20% an „G" (Abb. 18b), auf 33% an „G-S-L" (Abb. 18c) und auf fast 40% an „G-S-L-aA" (Abb. 18d) sukzessive an, um dann ebenso gleichmäßig wieder bis auf jeweils 0% in LV32 abzufallen. Im Hangenden von Probe LV32 stellt sich dann eine recht konstante %-Häufigkeit mit moderaten Oszillationen ein. Dabei sind die %-Häufigkeitskurven der Gattungen *Cyclonephelium* (Abb. 19) und *Canningia* (Abb. 20), welche die „G-S-L-aA-lent"-Zystengruppe aufbauen, einander auffallend ähnlich. *Cyclonephelium* hat etwas höhere %-Werte als *Canningia*, die auch etwas stärker oszillieren.

1.2.1.2.2. Die cornuaten „G-S-L-aA-cer"-Zysten

Die cornuaten „G-S-L-aA-cer" Zysten nehmen von maximalen %-Werten in LV24 im Alb/Cenoman-Grenzbereich bis LV33 kontinuierlich an Häufigkeit an „DO" (Abb. 21a), an „G"

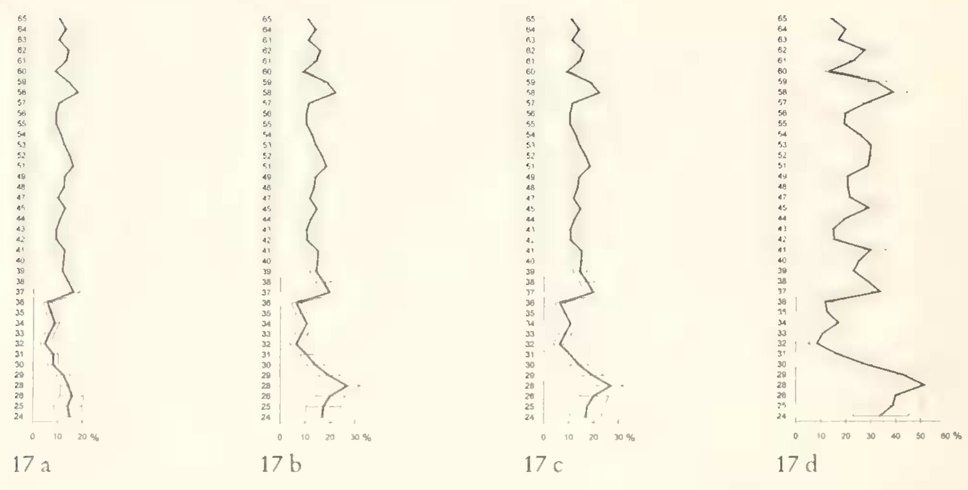


Abb. 17: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-cer"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 17a), „G" (Abb. 17b), „G-S-L" (Abb. 17c) und „G-S-L-aA" (Abb. 17d).

(Abb. 21b), an „G-S-L" (Abb. 21c) und an „G-S-L-aA" (Abb. 21d) ab. Danach verändern sich die %-Werte nur noch in geringem Maße. Mit Ausnahme von je einem *Xenascus*-Exemplar in LV44, LV45 und LV51 baut die Gattung *Odontochitina* diese Zahlgruppe der „G-S-L-aA-cer-cor"-Zysten auf.

1.2.2. Die „G-S-L"-Zysten mit praecingularer Archaeopyle

Die „G-S-L"-Zysten mit praecingularer Archaeopyle sind in allen Proben seltener als die „G-S-L"-Zysten mit apikaler Archaeopyle (vergleiche Abb. 22 mit Abb. 10). Von etwas höheren %-Werten im Alb/Cenoman-Grenzbereich (aber bei ebenfalls vergrößertem Konfidenzintervall!) abgesehen, sind die Anteile der „G-S-L-pA"-Zysten an „DO" (Abb. 22a), an „G" (Abb. 22b) und an „G-S-L" (Abb. 22c) im Profilverlauf konstant sehr niedrig. Dies gilt auch für alle untergeordneten Zählgruppen.

1.2.3. Die „G-S-L"-Zysten mit epizystaler Archaeopyle

Die „G-S-L"-Zysten mit epizystaler Archaeopyle, von denen in La Vierre nur *Callaiosphaeridium asymmetricum* auftritt, sind ein seltenes Element der Dinoflagellaten-Zysten-Assoziationen und fehlen auch in mehreren Proben (Abb. 23).

2. Die Peridiniaceae („P")

Die Familie der Peridiniaceae ist die zweithäufigste Familie, obwohl sie nur durch die drei Arten *Ovoidinium scabrosum*, *Palaeohystrichophora infusorioides* und *Palaeoperidinium cretaceum* vertreten ist. Die Peridiniaceae erreichen recht konstant zwischen 5% und 15% an „DO" im Hangenden von LV36 und der Basis des Profils (LV24 - LV26). Dagegen ist an der Alb/Cenoman-Grenze ein plötzlicher Anstieg auf 30% bis 40% an „DO" und zwischen LV28 und LV36 ein kontinuierlicher Rückgang auf den Ausgangswert festzustellen (Abb. 4b).

Dieser Kurvenverlauf wird im wesentlichen diktiert durch die 75%-100% Dominanz der peridinoidalen Zysten mit aAiAcomb.-Archaeopyle (mit *Ovoidinium* als einziger Gattung) (Abb. 24b) gegenüber den Zysten mit transapikaler Archaeopyle, die nur zwischen 0% und

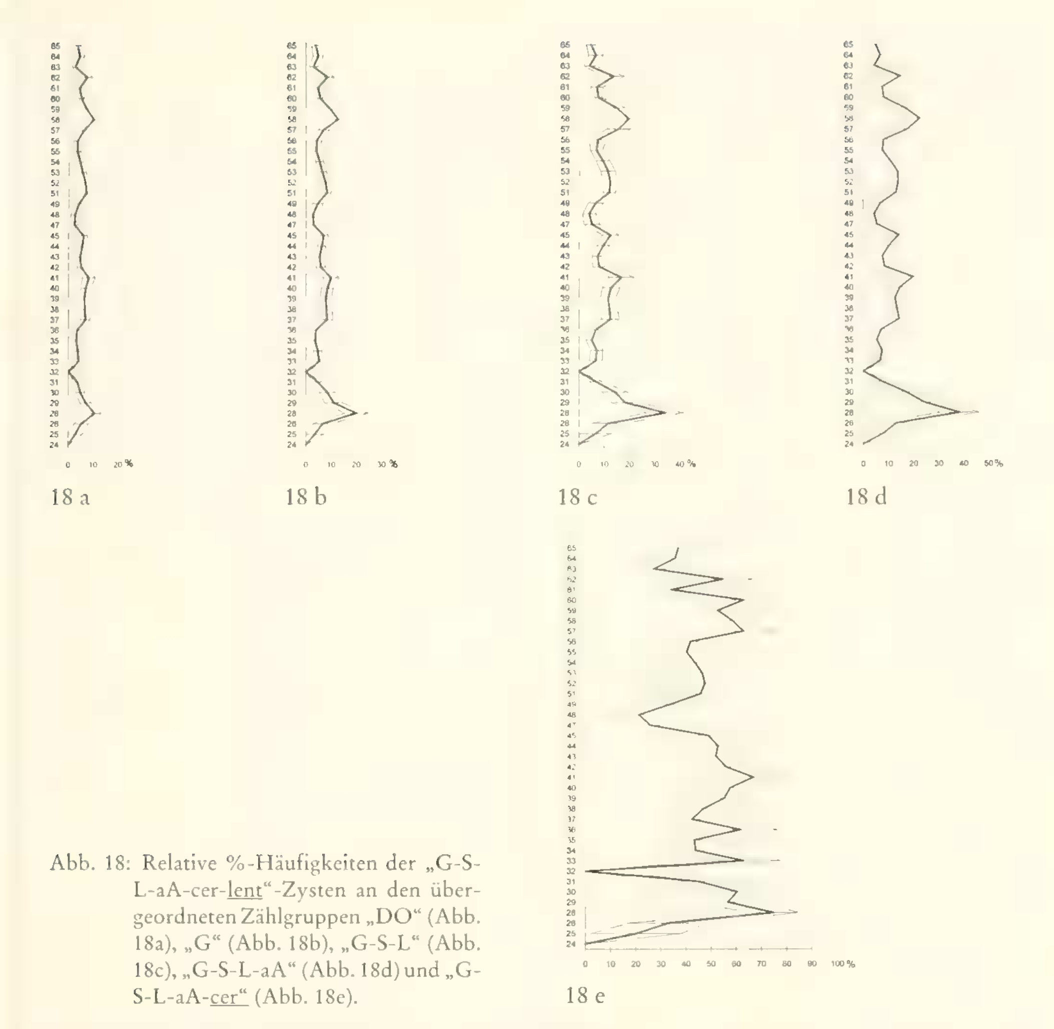


Abb. 18: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-cer-lent"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 18a), „G" (Abb. 18b), „G-S-L" (Abb. 18c), „G-S-L-aA" (Abb. 18d) und „G-S-L-aA-cer" (Abb. 18e).

25% erreichen (Abb. 25b). Deshalb ähnelt auch die %-Kurve der „P-aAiAcomb."-Gruppe sehr der Kurve „P" an „DO". Hiervon gibt es zwei auffällige Ausnahmen. Die „P-aAiAcomb."-Zysten fallen in den drei Proben LV24, LV25 und LV26 sukzessive von 100% (an "P") in LV24 auf 45% (an „P") in LV26 ab. Nach der Alb/Cenoman-Grenze werden in LV28 schlagartig wieder 100% an „P" erreicht und bis LV37 bleibt dieses hohe %-Wert-Niveau bestehen. Von LV37 bis LV45 nimmt die % Häufigkeit der „P-aAiAcomb."-Gruppe an „P" wieder sukzessive auf 45% ab. Zu LV48 steigt die %-Häufigkeit plötzlich auf etwa 90% (an „P") und um diesen Wert pendeln dann die „P-aAiAcomb."-Zysten %-Häufigkeiten an „P" in den Proben im Hangenden von LV48.

Spiegelbildlich verläuft die Entwicklung für die Peridiniaceae mit transapikaler Archaeopyle (Abb. 25a, b) mit zwei markanten %-Häufigkeitsanstiegen in den Abschnitten LV25 LV26 und LV44 - LV45. Die untere Häufigkeitszunahme wird durch eine Zunahme der Gattung *Palaeohystrichophora* bedingt, die obere Häufigkeitszunahme aber durch eine Zunahme der Gattung *Palaeoperidinium*. Meist ist die Gattung *Palaeoperidinium* (Abb. 27) innerhalb der Gruppe der „P-transA"-Zysten häufiger als die Gattung *Palaeohystrichophora* (Abb. 26). Das gilt nicht für die Proben LV24 - LV26, LV47 - LV48 und LV60 - LV65.

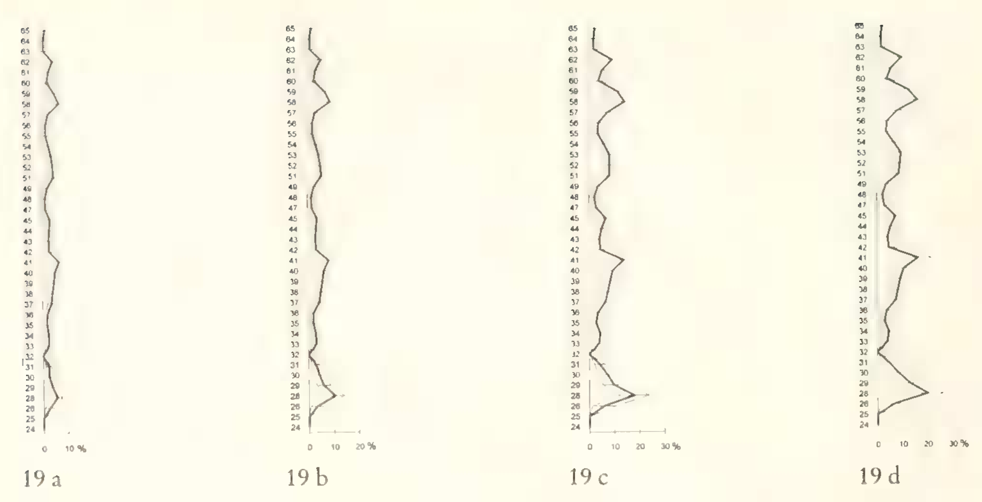


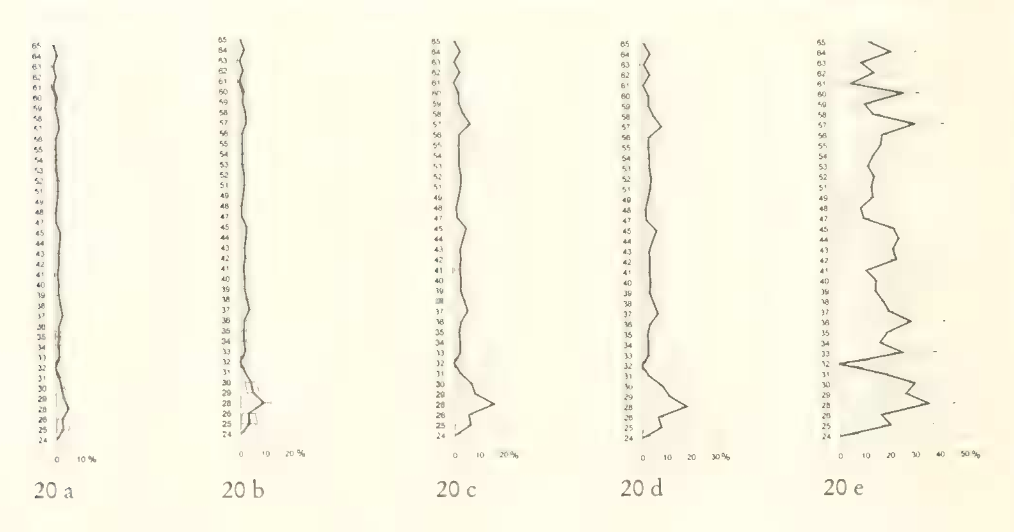
Abb. 19: Relative %-Häufigkeiten der Gattung *Cyclonephelium* an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 19a), „G“ (Abb. 19b), „G-S-L“ (Abb. 19c), „G-S-L-aA“ (Abb. 19d), „G-S-L-aA-cer“ (Abb. 19e) und an „G-S-L-aA-cer-lent“ (Abb. 19f).

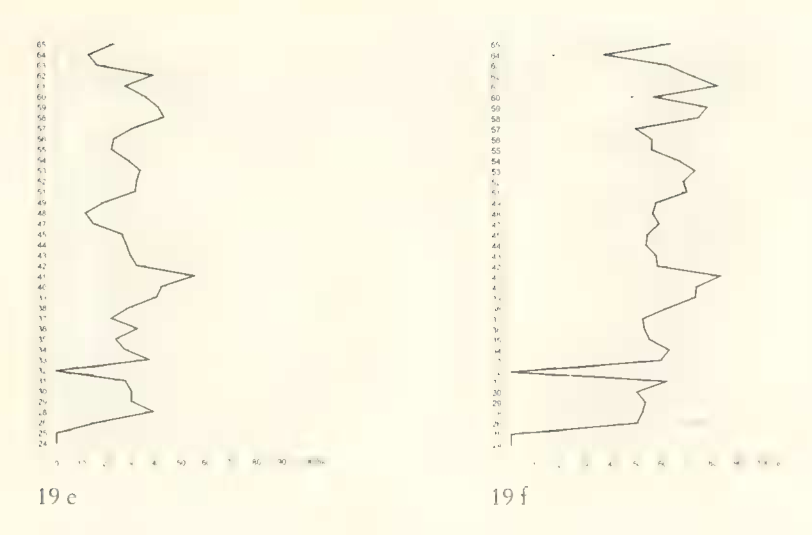
3. Die Triadiniaceae („T“)

Die Triadiniaceae als dritthäufigste Familie erreichen zwischen 5% und 15% Häufigkeit an der Gesamt-Dinoflagellaten-Zysten-Assoziation aus organischer Substanz („DO“). Markante Veränderungen der Häufigkeit fallen dabei nicht auf (Abb. 4c).

3.1. Die Triadiniaceae mit apikaler Archaeopyle

Auch die %-Häufigkeitskurven der beiden Zystenbautypen der Triadiniaceae mit apikaler Archaeopyle an „DO“ (Abb. 28a) und praecingularer Archaeopyle an „DO“ (Abb. 33a) zeigen eine recht gleichmäßige, stabile Verteilung der %-Werte im Profilverlauf ohne markante Schwankungen. Bei der Berechnung der %-Anteile dieser beiden Zystengruppe an „T“ zeigen sich jedoch markante Veränderungen. Trotz des breiten Konfidenzintervalls ist ein deutlicher




19 e

19 f

Trend der %-Häufigkeits-Abnahme an „T" bei den Triadiniaceae mit apikaler Archaeopyle zu erkennen (Abb. 28b).

3.1.1. Die „T-aA-accedat"-Zysten

In Abb. 29 ist die %-Häufigkeitsverteilung der accedaten Triadiniaceae mit apikaler Archaeopyle an den verwandten, übergeordneten Zählgruppen dargestellt. Innerhalb der Triadiniaceae mit apikaler Archaeopyle ist diese Gruppe häufiger als die Gruppe der areaten Triadiniaceae mit apikaler Archaeopyle (vergleiche mit Abb. 30). Da nun die Zysten-Gruppe der accedaten Triadiniaceae mit apikaler Archaeopyle nur von der einzigen Gattung *Hystrichosphaeridium* aufgebaut wird, sind die Kurven „T-aA-accedat" an „DO", an „T" und an „T-aA" mit denen von *Hystrichosphaeridium* an „T-aA-accedat", an „DO" und an „T-aA" identisch. Die %-Häufigkeitskurve an „DO" (Abb. 29a) verläuft sehr stabil ohne nennenswerte Ausschläge. Dagegen erlaubt die Verteilung der %-Häufigkeitswerte von „T-aA-accedat" an „T" (Abb. 29b) und an „T-aA" eine Zweiteilung des Profils. Die Werte liegen im unteren Teil des Profils bis Probe LV39 sehr hoch, abgesehen von einem deutlichen Rückgang in Probe

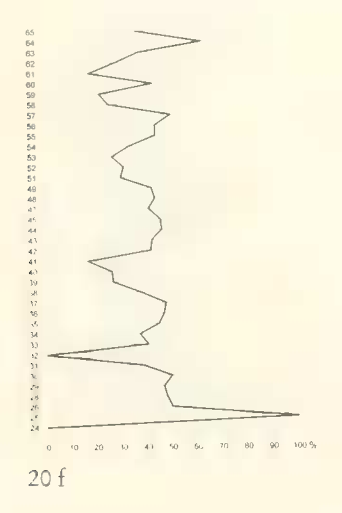

20 f

Abb. 20: Relative %-Häufigkeiten der Gattung *Canningia* an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 20a), „G" (Abb. 20b), „G-S-L" (Abb. 20c), „G-S-L-aA" (Abb. 20d), „G-S-L-aA-cer" (Abb. 20e) und an „G-S-L-aA-cer-lent" (Abb. 20f).

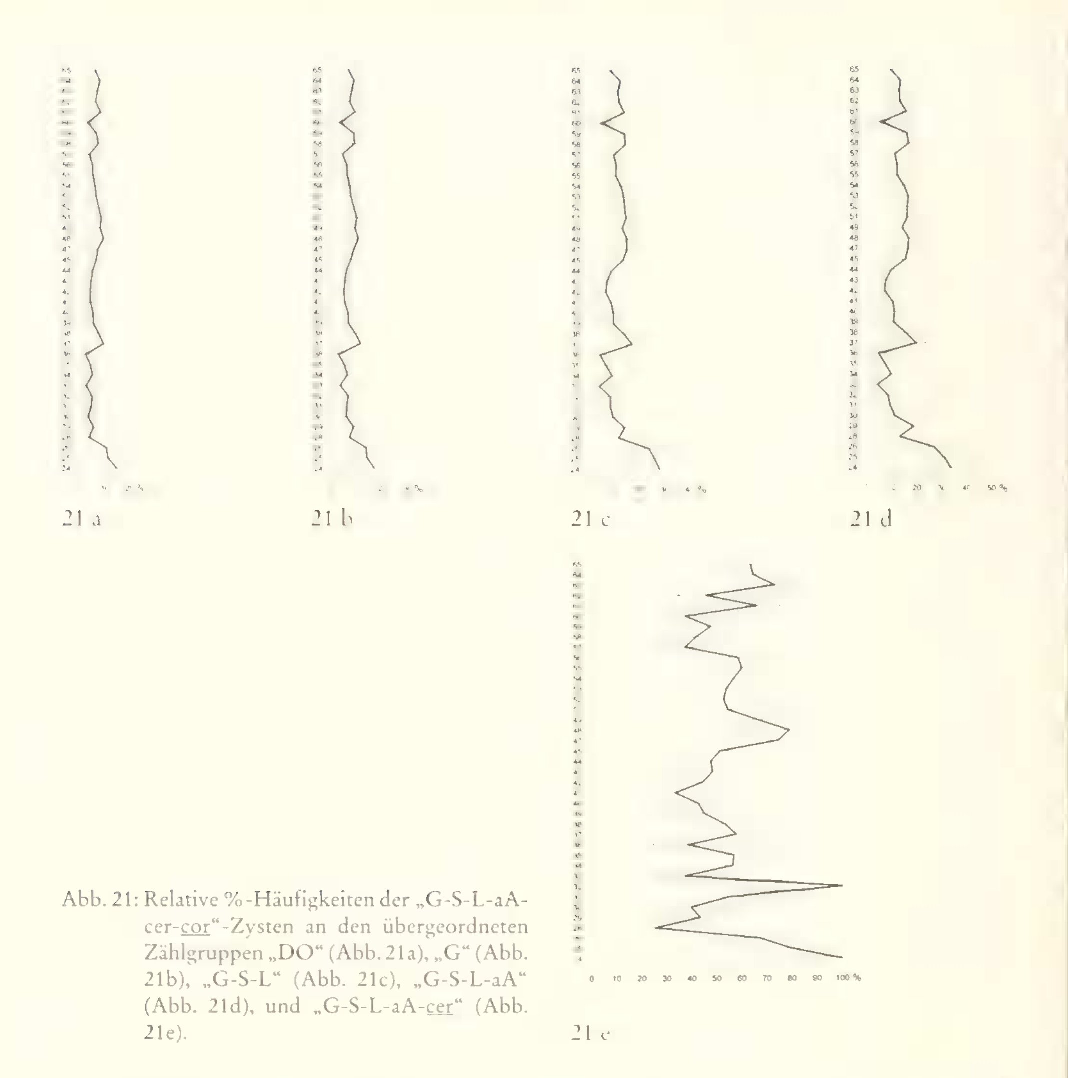
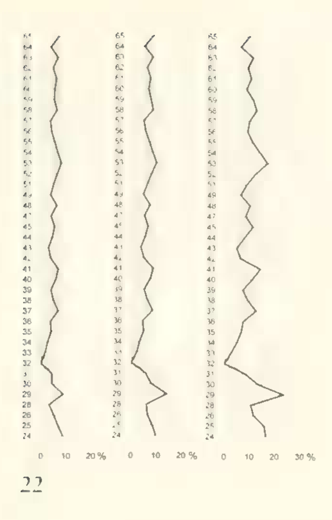


Abb. 21: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-aA-cer-<u>cor</u>"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 21a), „G" (Abb. 21b), „G-S-L" (Abb. 21c), „G-S-L-aA" (Abb. 21d), und „G-S-L-aA-<u>cer</u>" (Abb. 21e).

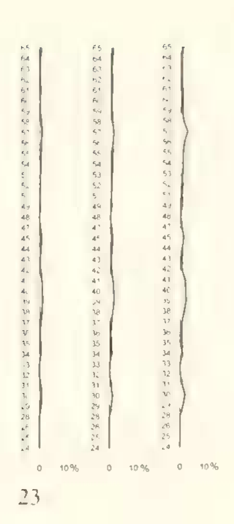
LV25 und Probe LV26. In LV40 und LV41 erfolgt eine plötzliche Verschiebung zu den niedrigsten %-Werten, die im Profil erreicht werden und anschließend ein sukzessiver Anstieg bis zum Top des Profils. Dort erreicht die Gruppe „T-aA-<u>accedat</u>" wieder 100% an „T".

3.1.2. Die „T-aA-<u>areat</u>"-Zysten

Spiegelbildlich verläuft die Entwicklung der areaten Triadiniaceae mit apikaler Archaeopyle (Abb. 30). Die %-Werte liegen im unteren Profilintervall niedrig, steigen plötzlich zu maximalen %-Häufigkeitswerten im Intervall LV40 - LV41 an und gehen im weiteren Profilverlauf wieder sukzessive zurück. Dieser Kurvenverlauf wird weitgehend vom Auftreten der Gattung *Dinopterygium* bestimmt (Abb. 31). Die Gattung *Xiphophoridium* hingegen zeigt eine andere Häufigkeitsverteilung mit normalerweise sehr niedrigen %-Werten aber einem deutlichen Häufigkeitsmaximum zwischen LV43 und LV51 (Abb. 32).



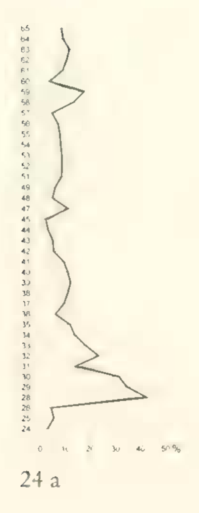
22



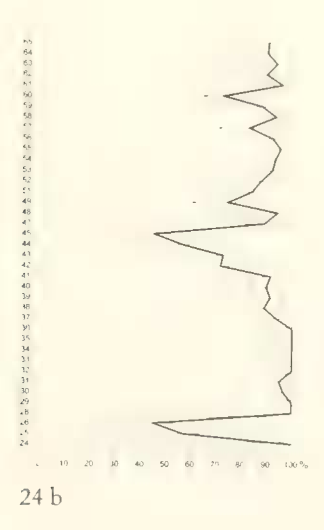
23

Abb. 22: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-pA"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 22a), „G" (Abb. 22b) und „G-S-L" (Abb. 22c).

Abb. 23: Relative %-Häufigkeiten der „G-S-L-eA"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 23a), „G" (Abb. 23b) und „G-S-L" (Abb. 23c).

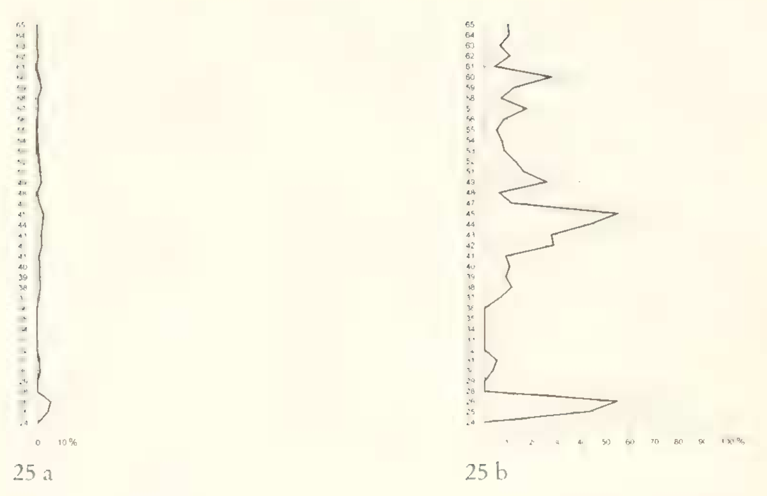


24 a



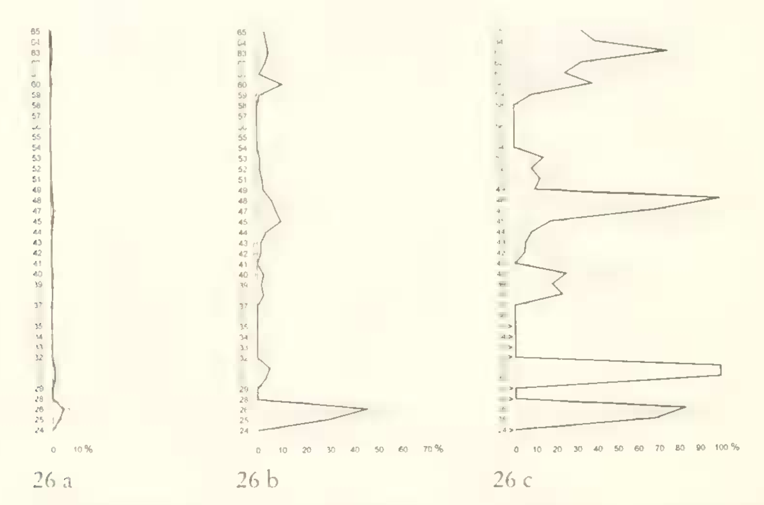
24 b

Abb. 24: Relative %-Häufigkeiten der „P-aAiAcomb."-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 24a) und „P" (Abb. 24b).



25 a 25 b

Abb. 25: Relative %-Häufigkeiten der „P-transA"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 25a) und „P" (Abb. 25b).



26 a 26 b 26 c

Abb. 26: Relative %-Häufigkeiten von *Palaeohystrichophora infusorioides* an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 26a), „P" (Abb. 26b) und an „P-transA" (Abb. 26c).

3.2. Die Triadiniaceae mit praecingularer Archaeopyle

Die Triadiniaceae mit praecingularer Archaeopyle zeigen eine recht gleichmäßige Verteilung der %-Häufigkeit an „DO" im Profilverlauf (Abb. 33a). Die Berechnung der %-Anteile dieser Zystengruppe an „T" zeigt jedoch markante Veränderungen. Trotz des breiten Konfidenzintervalls ist ein deutlicher Trend der %-Häufigkeitszunahme an „T" bei den Triadiniaceae mit praecingularer Archaeopyle (Abb. 33b) zu erkennen. Dies gilt nicht für die %-Kurven der beiden, in den Assoziationen seltenen Gattungen *Hystrichosphaeridium* (Abb. 34) und *Florentinia* (Abb. 35), die zusammen diese Zählgruppe aufbauen.

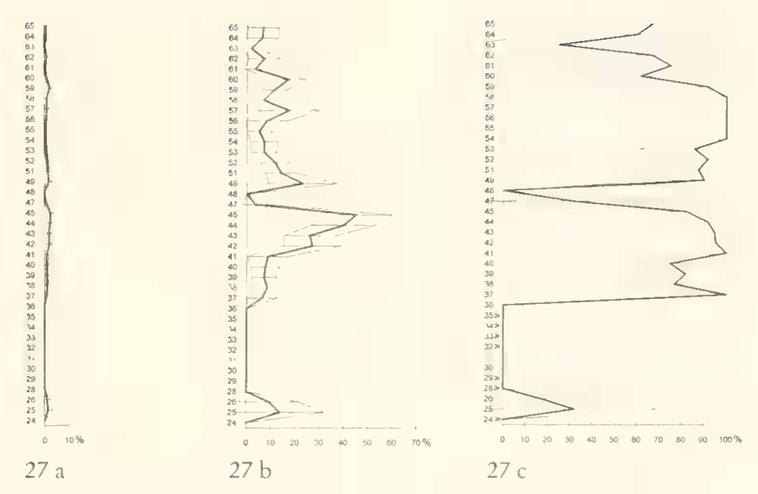


Abb. 27: Relative %-Häufigkeiten von *Palaeoperidinium cretaceum* an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 27a), „P“ (Abb. 27b) und „P-<u>transA</u>“ (Abb. 27c).

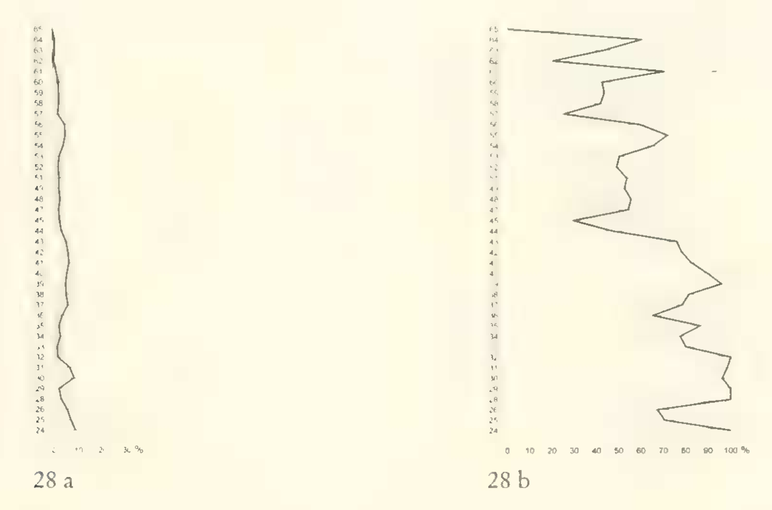


Abb. 28: Relative %-Häufigkeiten der „T-<u>aA</u>“-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO“ (Abb. 28a) und „T“ (Abb. 28b).

Dank

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft förderte diese Arbeit im Rahmen des Schwerpunkt-Projekts „Globale und regionale Steuerungsprozesse biogener Sedimentation“ (Be-958/4) und durch ein Heisenberg-Stipendium (Be-958/2). Herr Prof. Dr. Henk Visscher nahm R. Bellow als Gastwissenschaftler der Rijks-Universiteit te Utrecht/Niederlande auf. Wiederum zu großem Dank sind wir Herrn R. Philipp, Fa. Siemens, für die Mithilfe bei der EDV verpflichtet.

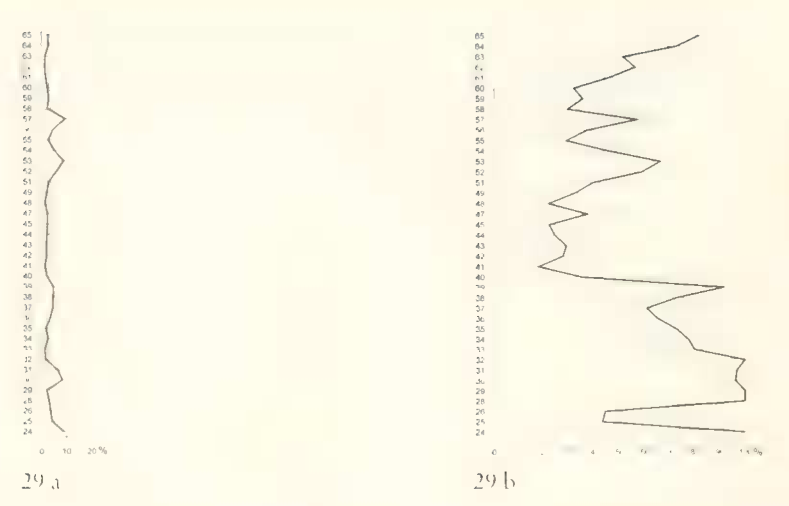


Abb. 29: Relative %-Häufigkeiten der „T-aA-accedat"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 29a) und „T" (Abb. 29b).

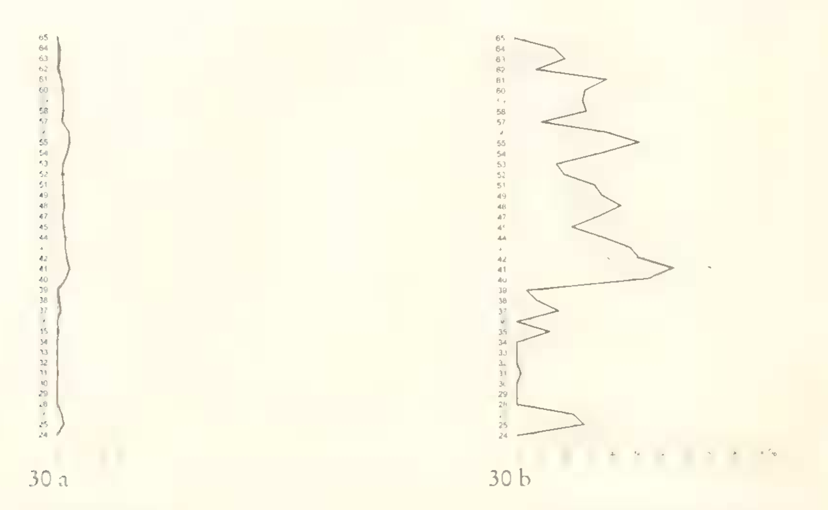


Abb. 30: Relative %-Häufigkeiten der „T-aA-areat"-Zysten an den übergeordneten Zählgruppen „DO" (Abb. 30a) und „T" (Abb. 30b).